HANDBUCH DER PFLANZEN-KRANKHEITEN

BAND I
ERSTER TEIL
SECHSTE AUFLAGE

CAB INTERNATIONAL
MYCOLOGICAL INSTITUTE
LIBRARY

IMI \ Books / SOR

Handbuch

der

Pflanzenkrankheiten

Begründet von

Paul Sorauer

In sechs Bänden herausgegeben

von

Dr. O. Appel

Geh. Reg.-Rat, Direktor der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft
Professor an der Landwirtschaftlichen Hochschule in Berlin

BERLIN
VERLAGSBUCHHANDLUNG PAUL PAREY
Verlag für Landwirtschaft, Gartenbau und Forstwesen
SW 11, Hedemannstraße 28 u. 29
1933

Handbuch

der

Pflanzenkrankheiten

Erster Band

Die nichtparasitären und Virus-Krankheiten

Erster Teil

Sechste, neubearbeitete Auflage

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Braun / Dr. E. Hiltner / Dr. E. Köhler
Dr. F. Merkenschlager / Dr. H. Morstatt / Dr. K. O. Müller / Dr. E. Pfeil
Dr. O. Schlumberger / Dr. E. Tiegs / Dr. H. Wartenberg

herausgegeben von

Dr. O. Appel

Geh. Reg.-Rat, Direktor der Biologischen Reichsanstalt für
Land- und Forstwirtschaft
Professor an der Landwirtschaftlichen Hochschule in Berlin

Mit 123 Textabbildungen

BERLIN
VERLAGSBUCHHANDLUNG PAUL PAREY
Verlag für Landwirtschaft, Gartenbau und Forstwesen
SW 11, Hedemannstraße 28 u. 29
1933

Handbuch der Pflanzenkrankheiten

Begründet von *Paul Sorauer*

Unter Mitarbeit zahlreicher Forscher
herausgegeben von Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. *O. Appel* in Berlin

Die übrigen Bände umfassen:

Band 2: *Die pflanzlichen Parasiten. 1. Teil.* Fünfte Auflage. Mit 195 Textabbildungen. Gebunden Rm. 48.60

Band 3: *Die pflanzlichen Parasiten. 2. Teil.* Fünfte Auflage. Mit 195 Textabbildungen. Gebunden Rm. 66.—

Band 4: *Tierische Schädlinge an Nutzpflanzen. 1. Teil.* Vierte Auflage. Herausgegeben von Prof. Dr. L. Reh in Hamburg. Mit 218 Textabbildungen. Gebunden Rm. 25.20

Band 5: *Tierische Schädlinge an Nutzpflanzen. 2. Teil.* Vierte Auflage. Herausgegeben von Prof. Dr. L. Reh in Hamburg. Mit 468 Textabbildungen. Gebunden Rm. 84.—

Band 6: *Pflanzenschutz.* In Vorbereitung.

ALLE RECHTE, AUCH DAS DER ÜBERSETZUNG, VORBEHALTEN
COPYRIGHT 1933 BY PAUL PAREY, BERLIN, PRINTED IN GERMANY

Druck von B. G. Teubner in Leipzig

Vorwort zur sechsten Auflage

Vor 54 Jahren hat Paul Sorauer zum ersten Male sein „Handbuch der Pflanzenkrankheiten" erscheinen lassen; damals ein verhältnismäßig schmächtiger Band, hat es mit jeder Auflage an Umfang zugenommen und ist von diesem einen Band jetzt zu sechs stattlichen Bänden angewachsen.

In dieser Zeit ist die Wichtigkeit des ganzen Gebietes erst allmählich von immer weiteren Kreisen erkannt worden, und es ist nicht zum geringsten Teile der internationalen Verbreitung des Sorauerschen Handbuches zu verdanken, daß diese Erkenntnis immer weitere Fortschritte machte.

Der nunmehr in sechster Auflage erscheinende erste Band, der bisher nur die nichtparasitären Krankheiten umfaßte, ist insofern erweitert worden, als in seinem zweiten Teil auch die Viruskrankheiten Aufnahme gefunden haben, deren phytopathologische Bedeutung außer Frage steht, und die hier zum ersten Male geschlossen ausführlich behandelt sind.

Der erste Band ist das eigentliche Kernstück der ersten Auflage gewesen; denn Paul Sorauer war derjenige, der diesem Gebiete besondere Beachtung schenkte und es durch viele eigene Untersuchungen gefördert hat. Wenn trotzdem gerade dieser Teil unserer Kenntnisse der Pflanzenkrankheiten noch nicht ganz die Höhe erreicht hat, die wünschenswert ist, so liegt das an der Schwierigkeit der Materie. Ursprünglich war es eine Zusammentragung der Literatur, in die einzelne ausführlichere Kapitel eingesprengt waren. Dazu kam, daß die parasitären Pflanzenkrankheiten die meisten Kräfte, die sich mit Pflanzenkrankheiten beschäftigten, auf sich zogen, und daß verhältnismäßig wenige Spezialisten sich mit den nichtparasitären Pflanzenkrankheiten befaßten.

Inzwischen ist das Material so angewachsen, daß es über die Kraft eines Einzelnen hinausgeht, das Gesamtgebiet in allen seinen Teilen gleichmäßig zu bearbeiten. Ich habe daher, wie es in den vorigen Auflagen schon bei den parasitären Krankheiten geschehen ist, den Band aufgeteilt und die einzelnen Kapitel in die Hände von Spezialisten gelegt, denen ich auch an dieser Stelle für ihre mühselige und hingebungsvolle Arbeit besonderen Dank aussprechen möchte. Es sind dies die Herren Ober-Reg.-Rat Prof. Dr. K. Braun-Stade, Reg.-Rat Dr. E. Hiltner-München, Reg.-Rat Dr. E. Köhler-Berlin, Reg.-Rat Dr. F. Merkenschlager-Berlin, Ober-Reg.-Rat Prof. Dr. H. Morstatt-Berlin, Reg.-Rat Prof. Dr. K. O. Müller-Berlin, Dr. E. Pfeil-Berlin, Ober-Reg.-Rat Dr. O. Schlumberger-Berlin, Prof. Dr. E. Tiegs-Berlin und Dr. H. Wartenberg-Berlin.

Bei dieser Neubearbeitung hat es sich herausgestellt, daß man nicht zu den richtigen Einblicken kommt, wenn man nur die bekannten, nichtparasitären Krankheiten einzeln bearbeitet. Vielmehr war es notwendig, die Gesamterscheinungen, die ja vielfach mit der Pflanzenphysiologie auf das engste zusammen-

hängen, von einem höheren Gesichtspunkte aus zu bearbeiten. Dabei ließ es sich nicht vermeiden, daß besonders die allgemeinen Teile mehr den Charakter eines Lehrbuches als eines Handbuches tragen. Aber ich sehe darin keinen Nachteil, sondern einen Vorteil; denn gerade dies, daß für alle Einzelerscheinungen zunächst eine allgemeine Grundlage geschaffen wird, dürfte zu einer wesentlichen Vertiefung jedes Einzelgebietes bei fernerer Bearbeitung beitragen. Das Buch bekommt dadurch einen erweiterten Charakter, und es treten auch die noch vielfachen Lücken in unserer Kenntnis deutlicher hervor, so daß es nicht allein für den Studierenden und den gebildeten Praktiker ein Nachschlagebuch ist, sondern auch ein Buch für den wissenschaftlich tätigen Fachmann, das ihm zahlreiche Anregungen für neue Arbeiten geben wird. Dadurch ist zu hoffen, daß unsere derzeit noch mangelhaften Kenntnisse auf diesem Gebiete sich vertiefen und wenigstens die hauptsächlichsten Lücken sich in nicht zu ferner Zeit schließen.

Dem Verlage bin ich zu großem Danke verpflichtet, daß er auch in der heutigen schwierigen Zeit den Wünschen bezüglich des Umfanges nachgekommen ist. Es ist notwendig geworden, daß auch der erste Band nunmehr in zwei Abteilungen herauskommt. Dies mußte im wesentlichen deshalb geschehen, um den Band nicht zu unhandlich zu machen. Innerlich hängen diese beiden Halbbände auf das engste zusammen; deshalb ist auch das Register, das gerade für diesen Band besonders wichtig ist, der zweiten Hälfte beigefügt. Das Register selbst ist von Herrn Dr. Harald Richter unter Mitwirkung der einzelnen Autoren zusammengestellt worden.

Ganz besonderen Dank bin ich aber Herrn Ober-Reg.-Rat Dr. Stapp für seine umfangreiche und mühevolle Mitarbeit bei der Herausgabe schuldig.

So möge denn dieser erste Band der sechsten Auflage des alten „Sorauer" hinausgehen in alle Welt und dafür zeugen, daß echter deutscher Forschergeist, Gewissenhaftigkeit und Gründlichkeit sich jederzeit in den Dienst der Allgemeinheit stellen. Eine Überprüfung wird zeigen, daß auch die Literatur des Auslandes weitgehend berücksichtigt worden ist. Sollte irgend jemand aber Mängel finden, so soll er es nicht bei fruchtloser Kritik bewenden lassen, sondern soll mir oder den einzelnen Bearbeitern Anhaltspunkte geben, damit eine neue Auflage, die ich noch zu erleben hoffe, womöglich noch besser werde als die vorliegende.

Als Schlußstein zum Sorauerschen Handbuch erscheint demnächst ein neuer sechster Band, der den praktischen Pflanzenschutz behandelt, ein Gebiet, das sich erst in den letzten 30 Jahren entwickelt und heute wegen seiner großen volkswirtschaftlichen Bedeutung nicht nur überall Fuß gefaßt hat, sondern zu einem Wissenszweige geworden ist, der in jedem Lande die größte Beachtung findet.

Berlin-Dahlem, den 1. Juni 1933.

Dr. Otto Appel.

Inhaltsverzeichnis

Allgemeiner Teil

Seite

Erster Abschnitt: Überblick über die Geschichte der Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschädlinge (bis 1880). Von Oberreg.-Rat Prof. Dr. K. Braun, Zweigstelle der Biologischen Reichsanstalt f. Land- und Forstwirtschaft in Stade 1

Zweiter Abschnitt: Allgemeine Pflanzenpathologie. Von Oberreg.-Rat Prof. Dr. H. Morstatt, Biologische Reichsanstalt, Berlin-Dahlem 80

Einleitung: Die neuere Entwicklung der Pflanzenpathologie 80

I. Das Wesen der Krankheit 86

Krankheitsbegriff 86

Krankheitserscheinungen 89

1. Welkerscheinungen 93

2. Verfärbungen 93

a) Allgemeine Verfärbungen von grünen Pflanzenteilen 93

b) Teilweise Verfärbung 93

c) Flecke 94

α) Trockenflecke an Blättern, Trieben und Früchten. β) Brenner. γ) Rindenbrand. δ) Wurzel- und Knollenflecke, Schorf. ε) Innere Trockenflecke.

3. Absterbeerscheinungen von Organen 95

a) Abwerfen von Organen 96

b) Dürren 96

c) Fäulen 97

α) Fäulen grüner Pflanzenteile. β) Wurzelfäulen. γ) Fäulen holziger Pflanzenteile. δ) Fäulen von Speicherorganen und Früchten.

4. Formveränderungen 99

a) Größenveränderung 99

b) Einfache Formveränderungen 99

c) Verkümmerung und Wucherung, Etiolement 99

d) Mißbildungen 100

e) Neubildungen 101

α) Gallen. β) Vermehrte Knospenbildung.

5. Wunden 102

a) Wunden durch atmosphärische Einflüsse 102

b) Maserknollen und Krebswunden 103

c) Tierfraß 103

α) Fraßschäden kauender Tiere. β) Nagefraß und Schabefraß (Fensterfraß). γ) Saugende Insekten. δ) Bohr- und Minierfraß.

6. Ausscheidungen 104

7. Epiphyten und Parasiten als Hauptsymptome von Krankheiten 105

a) Epiphyten 106

b) Epiphytische Parasiten 106

c) Fruchtformen und Dauerzustände von Pilzen 106

Seite

Krankheitsursachen 107
1. Unbelebte Ursachen 107
2. Organismen als Krankheitserreger 108
Krankheitsvorgänge 116
Pathogenese 121
Einteilung der Krankheiten 129

II. Die Bedingtheit der Erkrankung 133
1. Pflanze und Umwelt 133
Allgemeine Pflanzenökologie 133
Phänologie 141
Konstitution und Disposition 144
Prädisposition 146
Degeneration und Abbau 152
Immunität und Resistenz 159
2. Pflanzliche Krankheitserreger und Umwelt 167
3. Tierische Schädlinge und Umwelt 175

Spezieller Teil

Erster Abschnitt: Pflanzenernährung und Pflanzenkrankheiten. Von Reg.-Rat Dr. F. Merkenschlager, Biologische Reichsanstalt, Berlin-Dahlem

I. Allgemeine nichtparasitäre Phytopathologie 198
Einleitung: Methoden zur Diagnostik nichtparasitärer Pflanzenkrankheiten . . . 199
Die äußeren Symptome 201
Chlorosen und örtlich begrenzte Chlorophylldefekte — Die Melanosen — Pathologische Anthozyanbildung — Hyperchlorophyllierung.
Die biochemischen Symptome 209
Pathologie des Kohlehydratstoffwechsels — Pathologie des Eiweißstoffwechsels — Pathologie des Gaswechsels — Pathologie des Wasserwechsels — Reizpathologie — Pathologie der enzymatischen Vorgänge — Autintoxikationen.
Pathologie des Mineralstoffwechsels 219
Kalkmangel — Kalimangel — Magnesiummangel — Phosphorsäuremangel — Stickstoffmangel — Schwefelmangel — Eisenmangel — Chlormangel — Natriummangel — Jodmangel — Kieselsäuremangel — Aluminiummangel — Manganmangel — Bormangel — Mangel an anderen Biokatalysatoren — Molybdänmangel.
Pathologie der Überernährung 266
Kunstdüngerfeindliche Bestrebungen in Laienkreisen — Überernährungsschäden — Überkalkung — Kaliübersalzung — Überdüngung mit Phosphorsäure und Magnesium — Stickstoffüberernährung — Fälle von Sekundärschäden der mineralischen Düngung — Überdosierung von pflanzlichen Heilmitteln.

II. Spezielle nichtparasitäre Phytopathologie 284
Störungen des ökologischen Gleichgewichts 285
„Kalkfeindliche" Pflanzen — „Säurefeindliche" Pflanzen.
Einzeldarstellungen spezieller Pathologie 291
Herz- und Trockenfäule der Rübe — Dörrfleckenkrankheit des Hafers — Weißährigkeit der Gräser — Urbarmachungskrankheit (Heidemoor-Krankheit) — Degenerative Ernährungsstörungen.

Seite

Zweiter Abschnitt: Klima und Witterung als Ursachen nichtparasitärer Krankheiten.
Von Reg.-Rat Dr. E. Hiltner, Bayerische Landesanstalt für Pflanzenbau und Pflanzenschutz, München 318

Einführung 318

Licht und Strahlung 323
Klimatologische und meteorologische Hinweise 323
Physiologische Hinweise 325
Lichtüberfluß 330
Verfärbungen von Blättern (und Früchten) durch hohe Lichtmengen — Rückschläge nach zu hohen Ernten.
Tageslänge, Photoperiodismus, Saatzeit 335
Lichtmangel 339
Licht- und Schattenblätter — Schattenempfindlichkeit — Das Etiolieren (Vergeilen, Verspillern) der Pflanzen — Das Lagern des Getreides und anderer Früchte — Lichtmangel als krankheitsbegünstigende Teilursache.
Die Schattentracht der Gehölze usw. 355
Ausreifen des Holzes.
Kohlensäuregehalt der Luft 359
Kosmische Einflüsse, Mondphasen und Sonnenfleckenperioden 360

Temperaturbedingungen 362
Klimatologische Hinweise 362
Thermische Pflanzengrenzen, Wärmesummen, Phänologie 363
Phänologie und phänologische Karten 367
Physiologische Hinweise 368
Wärmemangel und Kälteeinflüsse 371
Rotfärbung und Ergrünungsmangel durch Kälte — Das Süßwerden der Kartoffelknollen — Die Veränderung des Stärke : Zuckerverhältnisses als Folge von Kälte oder Narkose und das Antreiben von Pflanzen — Das Stärke : Zucker-Gleichgewicht als ökologischer Faktor — Schoßrüben und dergleichen — Knöllchensucht der Kartoffel — Blattrollen durch Kälte — Unterkühlung (Erkältung) Schädigungen der Weinrebe durch Kälte.
Wärmeüberschuß 387
Verspätete Saat — Fehlschläge beim Antreiben von Blumen bei zu hoher Temperatur — Schädliche Wirkung zu großer Strahlungswärme.
Die Herkunft des Saatguts und dergleichen 389
Abhängigkeit des Gehaltes der Pflanzen an Ölen, Aroma-, Duft- und medizinisch wirksamen Stoffen vom Klima 391

Der Kreislauf des Wassers 393
Klimatologische und meteorologische Hinweise — Physiologische Hinweise.
Zu große Feuchtigkeit, zu feuchte Luft 403
Einfluß feuchter Luft auf durch Trockenheit beschädigte Pflanzen — Honigtau — Guttation — Gelbsprenkelung, Aurigo — Glasigwerden der Kakteen — Polsterbildungen, Intumeszenzen — Korkwucherungen.
Wassermangel — Trockene Luft 424
Beschädigungen an Blättern und Blüten von Zierpflanzen — Knospenbeschädigung — Sommerlicher Laubfall der Bäume — Röte des Hopfens und anderer Pflanzen — Störungen der Wasserbilanz bei veredelten Obstbäumen und bei Nadelhölzern, Schütte — Lufttrockenheit als Teilursache von Dörrfleckenkrankheit, Spitzendürre, Urbarmachungskrankheit, Verscheinen und Weißährigkeit — Notreife — Mehrwüchsigkeit der Kartoffeln (Kindelbildung, Zwiewuchs, Durchwachsen usw.) — Trockenheitsschäden an Gemüsearten.

Seite

Glasigkeit und Hartschaligkeit des Saatgutes als Ausdruck kontinentaler Klimaeinflüsse oder trockener Ausreifezeit 442
Glasigkeit der Getreidekörner — Hartschaligkeit des Saatguts — Dürre.

Stoffwechselpathologische Erscheinungen einiger Kulturpflanzen in ihrer Abhängigkeit vom Klima 451
Die Kartoffel-, Zucker- und Runkelrüben — Der Hafer und andere Getreidearten.

Die Wirkungen des Windes 461

Die Bedeutung des Waldes für das „Pflanzenklima" seiner Umgebung 473

Dritter Abschnitt: Kälte und Hitze als Todesursache der Pflanze und als Ursache von Pflanzenkrankheiten. Von Dr. Hans Wartenberg, Biologische Reichsanstalt, Berlin-Dahlem 475

Einleitung 475

Das Vorkommen von Kälte und Hitze als ökologische Grenzfaktoren 477

Der Kältetod der Pflanzenzellen 478
1. Die ältesten Ansichten bis Göppert, dem Anfang der Experimentalforschung. 2. Stirbt die Pflanze beim Auftauen oder beim Gefrieren? Das Sachssche Phänomen. 3. Die extrazelluläre, intrazelluläre und interzelluläre Eisbildung in der Pflanze. 4. Theorien über die eigentliche Todesursache bei der Eisbildung in der Pflanze. 5. Das „spezifische Minimum" der Mezschen Schule. 6. Das Erfrieren ohne Gefrieren. 7. Rückblick und Ausblick über die Kältetodforschung.

Die mechanischen Kältewirkungen 499
1. Vorbemerkungen. 2. Mechanische Kältewirkungen an krautigen Pflanzenteilen. 3. Mechanische Kältewirkungen am Holzkörper und an der Rinde. 4. Indirekte mechanische Kältewirkungen.

Kälteschäden 525
1. Vorbemerkungen. 2. Das Verhalten krautiger Pflanzenteile nach akuter Frostwirkung. 3. Kälteschäden als Infektionsbedingung der Pflanzen. 4. Kälteschäden an Kartoffelknollen. 5. Kältewirkungen an Rüben- und Kohlgewächsen. 6. Frostweizen. 7. Keimkraftschädigung durch Frost. 8. Kälteschäden an Getreidepflanzen. 9. Abfrieren von Frühjahrstrieben. 10. Symptome der Frostschäden an Obstblüten. 11. Unfruchtbarkeit der Obstgehölze als Folge von Kälteschäden. 12. Kälteschäden an Früchten. 13. Erfrieren von Gehölzwurzeln. 14. Die Kältetodschäden der Holzgewächse. 15. Frostschäden an der Sonnenseite der Baumrinden. 16. Abfrieren der Zweigspitzen. 17. Das Kirschbaumsterben.

Der Hitzetod der Pflanzenzelle.
1. Die Bedingungen des Hitzetodes. 2. Über die Mechanik und die eigentliche Todesursache beim Hitzetod der Pflanzenzelle.

Hitzeschäden 577
1. Vorbemerkungen. 2. Das „Verbrennen" der Blätter im Freien. 3. Brennflecken. 4. Hitzeschäden an Sisalagaven. 5. Hitzelaubfall. 6. Knospenbeschädigungen durch Sonnenbrand. 7. Sonnenbrand an Blüten und Früchten. 8. Beschädigung der Trauben durch Sonnenbrand. 9. Partieller Hitzetod als Infektionsbedingung der Pflanze. 10. Schädigung der Pflanzen durch Bodenhitze. 11. Schädigung der Samen bei der Heißwasserbeize. 12. Schädigungen beim Frühtreiben von Pflanzen im Warmbad. 13. Sonnenrisse und Sonnenbrand.

Allgemeiner Teil

Erster Abschnitt

Überblick über die Geschichte der Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschädlinge (bis 1880)

Von

Oberregierungsrat Prof. Dr. K. Braun

Zweigstelle der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft in Stade

Eine eigentliche Geschichte der Pflanzenbeschädigungen und ihrer Bekämpfung gibt es bis jetzt nicht, noch würde es, der Kraft eines einzelnen überlassen, heutzutage möglich sein, das Material zu einer solchen in kurzer Zeit zu sammeln und auf dem hier zur Verfügung stehenden Raum unterzubringen. Bodenheimer hat seine mit bewundernswertem Fleiß zusammentragene, 984 Seiten umfassende Geschichte der Insekten bescheidenerweise „Materialien zur Geschichte der Entomologie bis Linné" (Berlin 1928/29) genannt, und jeder, der in das historische Gebiet vorzudringen versucht, wird am besten den Grund für diese Bezeichnung verstehen. Bei einer Geschichte der Schädlingsbekämpfung können bis in die Mitte des 19. Jahrhunderts nicht wie bei anderen Wissenschaften (Medizin, Botanik oder Zoologie) gewisse Hauptabschnitte bezeichnet werden, sondern man kann nur Material aus den verschiedensten Quellen, naturwissenschaftlichen Werken, Chroniken, Verordnungen, Gesetzen usw. zusammentragen und so im Laufe der Zeit erkennen, wann die einzelnen Schädlinge pflanzlicher oder tierischer Natur sowie Witterungsschäden beobachtet wurden und wie man denselben begegnete und langsam bei den Bekämpfungs- und Schutzmethoden Verbesserungen einführte. Außer dem bereits erwähnten Buche von Bodenheimer benutzte ich folgende allgemeine Werke:

Carus, J.V., und Engelmann, W., Biblioth. Zoologica, Leipzig 1861, Bd. 1 u. 2 (umfassend die Zeit von 1846 bis 1860).

Dochnahl, F. J., Vollständige Gartenbibliothek, Nürnberg 1861 (umfassend die Zeit von 1750 bis 1860).

Engelmann, W., Biblioth. Historico-naturalis, Leipzig 1846 (umfassend die Zeit von 1700 bis 1846).

Fischer, H., Mittelalterliche Pflanzenkunde, München 1929.

Güntz, M., Handbuch der Landwirtschaftl. Literatur, Leipzig 1897—1902, 3 Bde.

Horn-Schenkling, Index Litteraturae Entomologicae, Berlin-Dahlem 1928 bis 1929.
(Münchhausen, O. v.) Des Hausvaters Botanische, Physikalische und Ökonomische Bibliothek, Teil II seines „Der Hausvater", Hannover 1766.
Lenz, H. O., Botanik der alten Griechen und Römer, Gotha 1859.
Lenz, H. O., Zoologie der alten Griechen und Römer, Gotha 1856.
Meyer, E. H. F., Geschichte der Botanik, Königsberg 1854—57, Bd. 1—4.
Pritzel, G. A., Thesaurus Litteraturae Botanicae, Leipzig 1872.
Weber, F. B., Handbuch der ökonomischen Literatur, Berlin 1803—42
und weiter umfangreiche eigene Sammlungen aus sonstiger Literatur, Buchhändler- und Bibliothekskatalogen.

Die Angaben über schädigende Tiere überwiegen naturgemäß die über Kleinpilze bedeutend. Mit Namen wie Brand, Räude, Rost, Schorf und dergleichen wurden Schäden bis in die ältesten Zeiten bezeichnet oder fremde Worte alter Schriftwerke belegt. Um was es sich dabei in Wirklichkeit handelte, läßt sich nur vermuten, aber nicht mit Sicherheit feststellen. Bedauerlich ist es, daß es nur in verhältnismäßig wenigen Fällen möglich war, Originalstudien zu betreiben, und es nötig wurde, um eine einigermaßen lückenlose Übersicht zu bringen, viele sekundäre Quellen auszunutzen.

Die Arbeit ist in chronologischer Weise aufgebaut. Am Anfang wurden mehrere, später einzelne Jahrhunderte, schließlich Jahre zusammengefaßt. Bis einige hundert Jahre nach Christi Geburt wurde das Gebiet etwas ausführlicher behandelt, besonders die Griechen und Römer, die ihrerseits wieder viel auf älteren Quellen fußen, genauer ausgezogen. Auf ihre Angaben stützt sich das ganze Mittelalter, ja die Zeit darüber hinaus, und in oft kritikloser Weise wurde abgeschrieben, was man im Altertum anführte. Bis zum Anfang des 15. Jahrhunderts fließen die Quellen recht spärlich, selbst einige Größen jener Zeit wissen über Schädlinge nicht mehr zu sagen, als was die Antike ihnen bot. Im 15. und 16. Jahrhundert findet man die Übersetzer aus fremdsprachlichen Werken und die Kompilatoren. Einige Sondergebiete wie der Obstbau haben aber schon ihre Spezialbearbeiter. Um diese Zeit beginnt die Hausväterliteratur und das Erscheinen der Kräuterbücher. Berücksichtigt konnten von ersteren nur ein Teil derjenigen werden, die, soweit in Erfahrung gebracht werden konnte, den Schädlingen Sonderabschnitte widmeten, während bei letzteren, verteilt unter die Angaben über die Heilkraft der Pflanzen, sich überall die Bemerkungen finden, die aus den Werken des Altertums sich abschreiben ließen.[1]) Sonderarbeiten über das Gebiet, meist Dissertationen, wurden um die Mitte des 17. Jahrhunderts häufiger. Im 18. und 19. Jahrhundert konnte oft nur der Titel angeführt werden, was besonders in solchen Fällen geschah, wenn in ihm der Inhalt des Buches sich widerspiegelte. Es kam darauf an, die Fülle des Materials anzudeuten, um zu weiterem Studium anzuspornen. Ganz unberücksichtigt mußten die Arbeiten bleiben, die in Zeitschriften verborgen sind, und bei ihnen umfaßt gerade die landwirtschaftliche periodische

[1]) Bis hierher konnten in folgenden Zeilen den Autoren meist kurze Daten über Geburt und Tod beigefügt werden, später wurde die Zahl zu groß.

Literatur, die seit der Mitte des 18. Jahrhunderts mit ihren zahllosen Annalen, Archiven, Jahrbüchern, Mitteilungen usw. beginnt, eine unerschöpfliche Menge häufig recht guter Arbeiten und Einzelbeobachtungen, die unbekannt dort schlummern, gehoben und kritisch gesichtet jedoch eine Fülle interessanter Anregungen geben könnten.

Außerdem mußte davon abgesehen werden, irgend etwas von den im Volke und besonders im Bauernvolke ruhenden Ansichten zu bringen, die mit den Pflanzenkrankheiten und Schädigungen in Zusammenhang gebracht werden können und ohne Wissen einer Entstehungszeit sich von Mund zu Mund weiter vererben. Einige Namen mögen für die deutschen Verhältnisse genannt sein: Bilsenschnitter, Kornhase, Kornhahn, Roggenmuhme, Bauernregeln, Wetterregeln, Kosmische Landwirtschaft, Feldsegen, Feldzauber und vieles mehr. Ich verweise in dieser Beziehung auf die kleine Schrift von H. Marzell, Die heimische Pflanzenwelt im Volksbrauch und Volksglauben, Leipzig 1922, Wissenschaft und Bildung Nr. 177, die einen Sonderabschnitt „Die Pflanzenwelt im landwirtschaftlichen Aberglauben" enthält.

Die Zeit vor Christi Geburt

4000—2000. — Die früheste Kultur der Menschheit führt, nach dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse, in das Stromgebiet des Euphrat und Tigris nach Mesopotamien oder dem Lande Ur. In damaliger Zeit war dort die sumerische Sprache im Gebrauch, die um 2000 in Akkadisch, Babylonisch oder Assyrisch überging. Von den wenigen Worten, die aus diesen fernen Jahren auf Schädlinge und Pflanzenkrankheiten hinweisen, seien aus den Schriften der Sumerer genannt: *hu-sab*, Springvogel = die Heuschrecke; *kud-hu*, Nuß der Fliege = leerer Gallapfel; *kud-mus*, Nuß des Wurms = Gallapfel mit Larve; *sa-na*, Wurm; *uh-gis*, Schmarotzer des Baumes, und *zi-bi-im*, Raupe. Etwas reicht licher ist das Material aus der akkadischen Zeit. Hierhin gehörende Worte sind: *akal is-su-ri*, Droge der Fliege = leerer Gallapfel; *eribe*, Heuschrecke; *harubu; hu-si*, Hornvogel = Käfer; *isit sirkani:* hier darf auf den Kohlweißling *(Pieris brassicae L.)* geschlossen werden; *is-kip-pu* ist vielleicht als Drahtwurm zu deuten; *issure karni*, Käfer; *issur tubaki*, fliegendes Tier aus der Kammer, wobei wieder an Gallen zu denken ist; *kalmate* ist ein allgemeiner Begriff für Schädlinge, welche aus verdorbener Luft entstehen und ihre Nährpflanze nicht verlassen; *kamkadu*, die noch geschlossene Galle mit der Larve; *kataru* bedeutet ein Anflug, Rauch = Schimmelbildung; *kisimmu; ku-ka-ni kak-ka-ri*, Wurm der Erde = Regenwurm; *mune* sind Schädlinge, welche aus verdorbenem Wasser entstehen und die sich von ihrem Wirte wenigstens zeitweise trennen; *mu-pat-ti-ir-ekli*, Wurm des Feldes, gleichbedeutend mit Regenwurm; *mu-pat-ti-ru*, allgemeiner Begriff für Wurm; *nabilu*, Zerstörer sind Larven. Das Wort hängt mit *ablu* Sohn und *nabilu* Sohnschaft zusammen, d. h. die Larven werden als die Söhne der vorhergehenden Entwicklungsstufe aufgefaßt; *sasiru; sihu; sire bani inbe*, Geschöpfe der Beeren, wohl Maden aus dem Fruchtfleisch; *sirkanu*, Schmetterling; *tuldu*, eine Larve oder Raupe, die in den zuckerhaltigen Stengeln der Pflanze *mus-gi-duga* (Zuckersorghum Verf.) vorkommt und *zirbabu*. Auf das Vorhandensein eines Schädlings in der

Abb. 1. Frosch und Heuschrecke. Mastaba des Mereruka Ägypten. VI. Dynastie. 2625—2475 v. Chr.

Zwetsche deutet eine Rezeptvorschrift, in der Larven aus den genannten Früchten Verwendung finden.[1]) Dem hier besprochenen Zeitraume gehören weiter zwei altbabylonische Siegel an, auf denen der Gott Mardok einmal mit einer Fliege, das andere Mal mit einer Heuschreckewiedergegebenist.[2]) In zeitlicher Hinsicht folgt nun das Kulturgebiet des alten Ägypten. Um 2625 bis 2475 der VI. Dynastie findet man in der Mastaba des Mereruka bei Sakarra einen Frosch und zwei Heuschrecken, wie es scheint an einigen bis auf die Hüllspelzen abgefressenen Getreidespindeln dargestellt (Abb. 1). In dem Grabe des Ptahhotep um 2500 v. Chr. ist ein Igel *(Erinaceus aethiopicus)* (Abb. 2) als Nützling, Heuschrecken vertilgend wiedergegeben.[3]) Erwähnt sei ferner aus der XII. Dynastie, 2000—1788 ein Affe, der sich als Feigendieb auf einem Grabe bei Beni Hassan abgebildet findet.[4])

Abb. 2. Aethiopischer Igel, Heuschrecken vertilgend vom Grabe des Ptahhotep. 2500 v. Chr. (Nach Keller, O., Antike Tierwelt 1909. I 20.)

Zurückkehrend nach Assyrien in die Zeit Hamurapis um 2000 findet man dort unter den Vorschriften für den Landwirt, er soll „den Boden lockern, die Saat schützen, die Vögel verjagen, das Unkraut ausjäten". Gegen Wild und Vögel, die große Schäden verursachten, wehrte man sich mit Fallen und Fußangeln. Bei kleinen Grundstücken mußten die Pächter sich verpflichten, „die Gazellen wegzufangen und die Raben zu verscheuchen". Große Schäden wurden ihnen, wenn „der Wettergott das Feld überschwemmte oder eine Hochflut es wegriß".[5])

2000—1000. — In der folgenden Epoche fließen die Angaben etwas reichlicher, auch Bekämpfungsmethoden werden hier und da angegeben. Aus der Regierung Ammizadugas ca. 1809—1789 ist bekannt, daß in größeren landwirtschaftlichen Betrieben bis „10 besondere Wächter gegen die Raben" angestellt wurden.[5])

---

[1]) v. Oefele, F., Die Angaben konnten aus mir freundlichst zur Verfügung gestellten Manuskriptabschriften herausgesucht werden, wofür auch an dieser Stelle herzlichst gedankt sei.

[2]) Bodenheimer, F. S., Materialien zur Geschichte der Entomologie, 1928—1929. I 36.

[3]) Keller, O., Die antike Tierwelt, Bd. I 1909, Bd. II 1913.

[4]) Woenig, F., Die Pflanzen im alten Ägypten, 1897, 293.

[5]) Meißner, B., Babylonien und Assyrien, Heidelberg 1929, 195—196.

Wir kommen in die Zeit der XVIII. Dynastie in Ägypten, welche von 1580 bis 1350 angesetzt wird. Bei Wilkinson[1]) sieht man eine recht gute Wanderheuschrecke von einem Grabe aus Theben abgebildet und bei Woenig[2]) eine als Rizinus gedeutete Pflanze von einem Tempel aus Gurna, an der Mäuse oder Ratten umherklettern, die vielleicht als Schädlinge anzusehen sind. Im *Papyrus Ebers*[3]), dessen Abfassung etwa in das Jahr 1550 zu legen ist, findet sich als Mittel gegen Flöhe angegeben, man solle das Haus mit natronhaltigem Wasser besprengen, oder Holzkohle, die mit dem Pulver der Pflanze *bebet* vermischt wurde, ausstreuen. Fliegenstiche solle man mit Gänsefett, Gegenstände, die vor Mäusen zu schützen sind, mit Katzenfett und Mückenstiche mit frischem Öl bestreichen. Gegen Nagetiere, welche die *Durra (Andropogon Sorghum Roth.)* fressen, soll Gazellenkot auf Feuer geröstet angewendet und gleichzeitig Wände und Böden der Speicher mit Mäusekot und Urin bestrichen werden. Es folgen der Zeit nach die fünf Bücher Moses, deren Verfasser etwa um 1500 gelebt hat. Als Schädlinge und Krankheiten in bezug auf Ägypten wären zu erwähnen: Frösche[4]), die in solchen Mengen aus dem Nil kamen, daß bei ihrem Absterben der Geruch der verwesenden Tiere die Luft verpestete; von Getreidekrankheiten[5]) wird *jerakon* genannt, ein Wort, das mit Gelbsucht übersetzt wurde und wohl besser mit Getreiderost wiederzugeben wäre, und *schedaphon*, das mit Getreidebrand gedeutet wird, während Bodenheimer[6]) darunter den heißen Chamzin-Wind versteht, der die Gelbsucht des Getreides begünstigen soll. Bei den Heuschrecken[7]), die für Ägypten eine große Plage darstellen, erfährt man, daß sie mit dem Ostwinde herbeigeführt und durch den Westwind wieder vertrieben wurden. Gelegentlich der Angaben über die reinen und unreinen Tiere[8]) werden einige Namen von Heuschreckenarten oder vielleicht Entwicklungsstufen derselben angeführt: *arbe* (akkadisch: *eribe*) die häufigste Art, *solam*, ein Tier, das aus felsigen Gegenden kommt, wobei an die Brutplätze gedacht werden kann, *hagol*, eine schnell laufende und *hagab* eine alles verheerende Art.[8]) Gelegentlich des Erscheinens der Manna in der Wüste wird auch ein Wurm[9]) erwähnt, der sie verdarb, wohl einer der ersten Vorratsschädlinge. Bei dem Worte Maulwurf[10]), *chaphar-perah*, muß an *Spalax typhlus Pall.* den Blindmoll gedacht werden.[11]) Die Obstbäume genossen eines besonderen Schutzes, und selbst in Kriegsfällen sollten sie nicht beschädigt und zu Belagerungszwecken verwandt werden.[12]) Nach einer Stelle, an der das Abfallen der Olivenfrüchte erwähnt wird[13]), kann auf das Vorhandensein der Olivenfliege, *Dacus oleae Rossi*, geschlossen werden[14]) und bei dem Ungeziefer *arob*[15]), welches auf den Feldern lästig wurde, nach Bodenheimer[16]) auf die Chironomide *Leptoconops bezzii Noè*. Andeutungen über die Schäden des Unkrautes „Dornen und Disteln" sind aus der Verfluchung des

[1]) Wilkinson, Manners and customs of the ancient Egyptians. 2 ed. London 1842, Vol. 3, p. 50. [2]) Woenig, F., Die Pflanzen im alten Ägypten, 1897, 338.
[3]) Erman-Ranke, Ägypten, 1923, 417—418. [4]) 2. Moses 7, 27—29. 8, 1—10.
[5]) 5. Moses 28, 22. [6]) Bodenheimer, S. 4, Anm. 2, I 40. [7]) 2. Moses 10, 12—15.
[8]) Zeller, P., Calwer, Bibellexikon 1893, 347. [9]) 2. Moses 16, 20. [10]) 3. Mos. 11, 30.
[11]) Zeller l. c. 560. [12]) 5. Moses 20, 19. [13]) 5. Moses 28, 40.
[14]) Bodenheimer, S. 4, Anm. 2, I 46. [15]) 2. Moses 8, 21.
[16]) Bodenheimer, S. 4, Anm. 2, 319.

Ackers Adams zu erkennen.[1]) Bei dem den Weinstöcken schädlichen Wurme *tholaath*[2]) ist nach dem oben genannten Autor[3]) an *Chaerocampa celerio L.*, *Polychrosis botrana Schiff.* oder *Cryptoblabes gnidiella Mitt.* zu denken. Von Witterungsschäden werden Hagel genannt, der Flachs und Gerste vernichtete[4]), und ferner Dürre, Trockenheit und giftige Luft.[5]) Aus der XIX. Dynastie 1350—1205 ist aus dem *Papyrus Anastasi* eine Stelle bekannt, die auf das Vorkommen von Holzwürmern hinweist.[6]) Ein anschauliches Bild über Schäden am Getreide geht aus demselben Papyrus hervor: „Der Wurm hat die eine Hälfte geraubt, das Nilpferd hat die andere (auf dem Felde) gefressen. Viele Mäuse gibt es auf dem Felde, die Heuschrecke ist niedergefallen, das Weidevieh hat gefressen, die Sperlinge (vielleicht Astrilden) stehlen. O wehe dem Bauern. Dem Rest, der auf der Tenne liegt, dem haben die Diebe ein Ende gemacht.[7]) Horus, der Gott des Fruchtsegens, galt als Schützer gegen Feldschäden. Sein Bild fand man auf Amuletten, deren Rückseite die Worte zeigten: Wehre mir ab alle Würmer, die mit dem Munde beißen.[8]) Um 1050 findet sich aus der Regierungszeit König Sauls eine Empfehlung des Propheten Samuel[9]), goldene Nachbildungen von Mäusen als Sühnopfer gegen Mäuseschäden darzubringen.

1000—500. Zur Zeit des Königs Salomo um 993—953 wird zum ersten Male zur Abwehr von Brand, Dürre, Heuschrecken und Raupen das Gebet im Tempel zu Jerusalem empfohlen.[10]) Der syrische Fuchs, *Vulpes flavescens*, schadete in den Weinbergen durch das Graben von Höhlen[11]), und ferner richteten Wildschweine darin Schäden an.[12]) Bei Homer um 950 finden sich einige verwendbare Angaben. Eulen galten durch Mäusebekämpfung als nützlich, ebenso Fledermäuse durch Vernichtung der dem Obst schädlichen Nachtinsekten.[13]) Heuschrecken begegnete man mit Feuer, und das Reinigen der Feldfrüchte durch Worfeln und Windzug war ebenfalls bekannt.[14]) Homer nennt auch den Apollo Smintheus als Mäusegott, der in Chrysa einen Tempel besaß[15]), worüber Strabo[16]) ausführlich berichtet. Eine kleine Auslese schädlicher Heuschrecken führt der Prophet Joel[17]) an, der um das Jahr 850 lebte. Sie schadeten an Apfelbäumen, Dattelpalmen, Feigen, Getreide, Granatbäumen, Oliven und Weinstöcken. Nach Bodenheimer[18]) handelt es sich um die äthiopische Wanderheuschrecke, *Schistocerca gregaria Forsk*, und deren Entwicklungsstufen *arbeh* = Imago, *jelek* = die kriechende Larve, *chasil* = den Hupfer und *gasam*, vielleicht eine unreife Imago. In den Zendavesta, welche die Lehren Zoroasters enthält, der in der Zeit von 800 bis 700 im alten Persien lebte, wird den Gläubigen die Tötung „des in der Tiefe wohnenden Tieres" empfohlen, worunter Keller[19]) den Maulwurf verstanden

[1]) 1. Moses 3, 18. [2]) 5. Moses 28, 29. [3]) Bodenheimer, Materialien I 39. 40.
[4]) 2. Moses 9, 31. [5]) 5. Moses 28, 22. [6]) Bodenheimer, Materialien I 29.
[7]) Erman-Ranke, Ägypten 532. [8]) Bodenheimer, Materialien I 29.
[9]) 1. Samuel 6, 4. 5. [10]) 1. Könige 8, 37.
[11]) Hoh. Lied 2, 15 u. Zeller, P., Calwer Bibellexikon 237.
[12]) Psalter 80, 14. [13]) Meier, H., Die Bauern im Homer. Luzern 1903, 57.
[14]) Homer, Ilias 21, 12—14. 13, 589. [15]) Homer, Ilias 1, 38.
[16]) Strabon, Geographie 13, 1 (Übers. von K. Kärcher S. 1108). [17]) Joel 2, 25.
[18]) Bodenheimer, Materialien 2, 319. [19]) Keller, Die antike Tierwelt 1, 24.

haben möchte. Reicher an Angaben ist der griechische Dichter Hesiod, der ungefähr um die gleiche Zeit in Askra am Fuße des Helikon wohnte. Nach ihm werden Eiche, Lorbeer und Ulme nur wenig vom Holzwurm befallen und empfiehlt er diese Hölzer zur Herstellung der Pflüge.[1]) Holz, das im Winter gefällt wird, soll am wenigsten unter diesem Schädling leiden.[2]) Honigtau kommt aus der Luft und schlägt sich hauptsächlich auf Eichen nieder.[3]) Hesiod kennt auch die *kis* genannte Kornmotte, *Tinea granella*[4]), und die auf Eichen vorkommende „Mistel"[5]), wobei wohl an eine *Loranthus*-Art gedacht werden muß. Zum Schutz gegen Vögel empfiehlt er, daß ein Knabe dem Sämann folge, um schnell die frische Saat mit Erde zu bedecken.[6]) Hohen Wert legt er der richtigen Wahl der Tage bei, die zur Ausführung landwirtschaftlicher Verrichtungen besonders geeignet sind. Teils soll hierzu die Stimme der Vögel beobachtet werden, teils das Aufbrechen der Blüten bestimmter Pflanzen, was nichts anderes bedeutet als eine antike Phänologie. Dann schenkt er der Stellung von Sonne, Mond und Sternen große Beachtung und nennt weiter besondere Glückstage[7]), worin vielleicht die Anfänge der Tagwählerei zu finden sind, die in späteren Jahrhunderten so große abergläubische Bedeutung gewannen. Der Prophet Jona um 790—749 berichtet von der Rizinusstaude *(Ricinus communis)*, wobei das Wort *kikajon* von Luther fälschlich mit Kürbis übersetzt wurde, daß diese Pflanze von einem „Wurm" gestochen wurde und verwelkte.[8]) Während aus Ostafrika bekannt ist, daß die Raupen von *Zeuzera*- und *Phragmataecia*-Arten in den Stämmen des Rizinus bohren und die Pflanze zum Verwelken bringen können[9]), wurden diese Schädlinge in Palästina noch nicht nachgewiesen.[10]) Bodenheimer vermutet dagegen vielleicht den Blattminierer *Acrocercops conflua Meyer* oder Blattfraß durch die Pyralide *Phycita diaphana Strg.*[11]) Aus weiteren Bibelstellen bei Hiob[12]) und Jesaja[13]), die beide in die Zeit um 750 zu setzen sind, kann das Vorhandensein der Kleidermotte, *Tineola biselliella Humm.*, festgestellt werden. Ebenfalls bei Jesaja[14]) wird durch Zusammentreffen von Hitze während der Erntezeit einer Krankheitserscheinung gedacht, bei der vielleicht auf Mehltau geschlossen werden darf, und wertvoll ist ferner der Hinweis, daß man in den Gemüsegärten Wächterhäuschen anlegte, um dort gegen nächtliche Feinde die Anlage zu schützen.[15]) Nach dem Propheten Amos um 743 schadeten Raupen in Gärten und Weinbergen, an Feigen und Ölbäumen.[16])

---

[1]) Hesiod, Werke und Tage (Übers. von H. Gebhardt). Ulm 1930 v. 434f.
[2]) Hesiods Erga. Erklärt von U. v. Wilamowitz-Moellendorff, Berlin 1928, 92.
[3]) Lenz, H. O., Die Botanik der alten Griechen und Römer, 1859, 401.
[4]) Keller, O., Antike Tierwelt Bd. 2, 443.
[5]) Plinius, C. Secundus. Naturgeschichte (Übers. von G. Große), Frankfurt a. M. 1781 bis 1788, 16, 10.
[6]) Hesiod, Werke v. 468—70.
[7]) Hesiod, Werke v. 382f., 413ff., 447ff., 569ff., 581ff., 779ff., 809ff. [8]) Jona 4, 6. 7.
[9]) Vosseler, J., Dritter Jahresber. des K. Biol. Landw. Inst. Amani, Ber. ü. Land- u. Forstwirtschaft in D.-Ostafrika, Heidelberg 2, 1904—06, 422.
[10]) Bodenheimer, Materialien 2, 301 u. Priv. Mit. Tel.-Aviv, 15. März 1928.
[11]) Bodenheimer, Materialien 1, 40. [12]) Hiob 13, 28. [13]) Jesaja 50, 9.
[14]) Jesaja 18, 4 (nach der Übers. von H. Menge, Stuttgart 1927).
[15]) Jesaja 1, 8. [16]) Amos 4, 9.

In den Inschriften der assyrischen Könige Sargon II. 721—705 und Sanherib 705—681 findet man Angaben über die Schäden der Heuschreckenschwärme, die alles wegfraßen und das Feld verwüsteten. Aus den Inschriften der Zeit Assurbannipals 650 v. Chr. geht hervor, daß die Schäden der Getreidewürmer gegen die der Heuschrecken gering erschienen. Aus derselben Zeit wird geklagt über Feldfrevel, wobei es vorkam, daß Menschen Pflanzen auf dem Felde ausrissen, obgleich sie sich dabei der Gefahr aussetzten, mit dem Bann belegt zu werden.[1])

Den Rückschlag kultivierter Weinstöcke in wilde Formen deutet Jeremia für die Zeit um 626—580 an.[2]) Von Witterungsschäden durch austrocknende Ostwinde an derselben Pflanze berichtet Hesekiel, der um 592—570 in Babylon lebte.[3]) Um 507 fügen sich hier die ersten kurzen Nennungen von Schädlingen in China ein. Sie stehen in der illustrierten Enzyklopädie Erh-ya, die Pu-Shang, einem Schüler des Konfuzius, zugeschrieben wird und deren Bekanntgabe wir Bodenheimer[4]) verdanken. Nach dieser Quelle seien als hierher gehörig genannt: *Ch'üan-yü-shou-kua*, eine Larve, die an den Blättern der Wassermelone frißt (= *Rhaphidopalpa* oder *Epilachna*); *hu-t'ien-lou*, die Maulwurfsgrille; *ku-shih-ch'iang-yao*, ein den Reis fressendes Würmchen, wobei aber nicht an *Calandra* gedacht werden kann; *ming-ling sang ch'ung*, ein kleines Würmchen auf dem Maulbeerbaum; *mo-hao-tang-liang-mo*, eine Mantide, die nützlich ist und Zikaden vertilgt, und *yin-pai-yii*, das Fischchen, frißt an Kleidern und ist silberweiß *(= Lepisma)*. In der Zeit um 550 bis 500 lebte Magon der Karthager, den bereits Coler (vgl. 1591 n. Chr.) den Vater der Landwirtschaft nannte. Seine Werke wurden in das Lateinische übersetzt, gingen aber verloren und sind nur noch aus Zitaten späterer Schriftsteller bekannt. Eine Stelle, die mit Pflanzenkrankheiten in Zusammenhang zu bringen ist, konnte ich bis jetzt nicht nachweisen.

500—400. Herodot, 484—425, erwähnt in seinem Geschichtswerk, daß die persischen Magier die Tötung der Ameisen für eine heilige Pflicht hielten.[5]) Eine Erwähnung des Honigtaus aus den Jahren um 480 findet sich bei Euripides, wo es von Medien heißt, daß dort „süße Tropfen fließen von den Zweigen".[6]) Dem Demokritos von Abdera, geboren um 460, wird mit geringem Recht ein Buch über den Landbau zugeschrieben, aus dem viele spätere Schriftsteller schöpften.[7]) Auf ihn wäre das Abschreckungsmittel zurückzuführen, bei dem tote Krebse in Wasser mehrere Tage faulen sollen und dann die abgegossene Brühe auf die zu schützenden Pflanzen gespritzt werden soll.[8]) Ihm wäre ferner die erste Erwähnung der Samenbeize zu verdanken, nach der die Körner vor der Aussaat in den Saft des Krautes *Aizoon* zu legen sind, welches im Lateinischen *Sedum* genannt wird. Wenn hierunter Mauerpfeffer *(Sedum acre L.)* verstanden werden darf, könnte die Wirkung durch den Gehalt an Gerbstoff eine Erklärung finden.[9]) Um Heuschreckenfraß zu verhindern,

---

[1]) Meißner, B., Babylonien und Assyrien, Heidelberg 1920, 195—196.
[2]) Jeremia 2, 21. [3]) Hesekiel 17, 10. [4]) Bodenheimer, Materialien 1, 19—21.
[5]) Herodot von Halikarnaß, Geschichte 1, 140. (Übers. von Ad. Schöll.)
[6]) Euripides. Das Bacchenfest v. 714.
[7]) Meyer, E. H. F., Geschichte der Botanik, Bd. 1—4, 1854—57. 1, 18.
[8]) Historischer und verständiger Blumengärtner, 1715, 64.
[9]) Tempel, Pflanzenschutz im Altertum. — Die kranke Pflanze, 2, 1925, 42.

wird empfohlen, die Pflanzen mit einer Abkochung von bitteren Lupinen oder Waldgurken *(? Citrullus colocynthidis Schrad.)* in Salzwasser zu bespritzen. Auch zu Asche gebrannte Fledermäuse (= Pottasche) sollen in gleicher Weise wirken.[1]) Der griechische Komödiendichter Aristophanes, 455—387, klagt über das zahlreiche Vorkommen der Mäuse in den Zwiebelgärten von Megara bei Athen und erwähnt elfenbeinerne Mäusefallen.[2]) Keller[3]) glaubt, es müsse ferner bei dem Genannten an die Mistel- *(Turdus viscivorus)* und die Wacholderdrossel *(T. pilaris)* gedacht werden, wenn er von den Vertilgern der Holzkäferlarven und Feigengallwespen durch Vögel spricht.[4]) Aristophanes klagt weiter über das massenhafte Auftreten von Sperlingen, die auf den attischen Feldern die Samen aufpickten.[5]) An dieser Stelle sei erwähnt, daß in Rom in dem im Jahre 451 eingeführten Zwölftafelgesetz eine Strafe für das Verzaubern der Saat eines anderen angedroht wurde.[6])

400—300. — Xenophon, der seinen „Oeconomicus" wahrscheinlich 394—368 in Skillus verfaßte, gibt einige Angaben über die Entfernung des Unkrautes durch Umgraben und Ausroden.[7]) Einen Glanzpunkt auf dem Gebiete der Naturwissenschaften stellt Aristoteles dar. Sein hier hauptsächlich interessierendes Werk ist die „Naturgeschichte der Tiere".[8]) Er war geboren 384 zu Stagira in Makedonien, ward später Lehrer Alexanders d. Gr. und starb 322 in Chalkis auf Euböa. Folgende Angaben befassen sich mit schädlichen Tieren und Pflanzen: Ameisen werden zwecks Vertreibung mit Schwefel und Origanon bestreut oder mit Hirschhorn und Styrax beräuchert; *Psen*, die Feigengallwespe *(Blastophaga psenes)* nützt durch ihren Stich und bewirkt durch Saftzufluß eine Vergrößerung der Feigen; bei den Heuschrecken werden Akriden, die Feldheuschrecken, und Attelaben, die Wanderheuschrecken, erwähnt. Oft erfaßt der Wind ganze Wolken davon und trägt sie ins Meer; Holzwürmer in trockenem Holz werden erst regungslos, d. h. zu Puppen, dann zu Karambien; die Kanthariden entstehen aus Raupen an Birnen, Feigen, Fichten und der nicht näher zu bestimmenden Kynakanthe; aus den Würmern in Hülsenfrüchten werden geflügelte Tiere, wobei an Käfer und Kleinschmetterlinge gedacht werden kann; Kleidermotten, wahrscheinlich *Tinea*-Arten leben in aus Wolle hergestellten Stoffen; an den Kohlweißling ist zu denken, bei den an *Krambe* oder *Rhaphanos* vorkommenden Raupen, die als Puppen mit einem Faden angeheftet sind; Mäuse erscheinen oft in sehr großen Mengen, sie werden vertrieben durch das Wühlen von Schweinen, auch Fuchs und Wiesel vernichten viele, am schnellsten verschwinden sie aber durch starke Regen; bei den Myopen, die aus Holz entstehen, handelt es sich vielleicht um Holzwespen; in den Orsodaknen, die aus den an Kohlstengeln lebenden Raupen sich entwickeln, sind wohl *Microgaster*-Arten zu er-

[1]) Seidensticker, A., Waldgesch. d. Altertums, Bd. 2, 1885, 257.
[2]) Keller, Antike Tierwelt 1, 198. [3]) Keller, Antike Tierwelt 2, 77.
[4]) Aristophanes, Die Vögel v. 591. [5]) Aristophanes, Die Vögel 578—9.
[6]) Stemplinger, E., Antiker Aberglaube 1922, 72.
[7]) Xenophon, Wirtschaftslehre (Reclam) 66 u. 69.
[8]) Aristoteles, Naturgeschichte der Tiere (Übers. von A. Karsch).

blicken; ob bei Prasokuriden an die Lauchmotte *(Acrolepia sp)*. oder an Larven von Chrysomeliden *(Prasocuris)* gedacht werden darf, ist schwer zu entscheiden. Allgemein wird gesagt, daß alle Kerfe sterben, wenn man sie mit Öl bestreicht. In seiner Phytologie erwähnt er die Mistel als Pflanze, die nicht auf dem Boden, sondern auf anderen Bäumen wächst.[1]) Schnecken werden durch Schweine und Steinhühner vertilgt.[2]) Spechte nützen durch Vertilgen von Larven an Eichen, Nadelhölzern und Oliven. Letztere können sie aber durch ihr Hacken auch stark beschädigen.[3]) Der berühmte Schüler des Aristoteles war Theophrast. Geboren in Eresos auf der Insel Lesbos 370, folgte er seinem Lehrer nach Athen und starb daselbst im Jahre 285. Seine Hauptwerke sind die „Geschichte der Pflanzen" und „Von den Ursachen der Pflanzen", in welchem in Buch 5, Kapitel 8—10 von den Krankheiten gehandelt wird. Von den vielen darin vorkommenden Angaben, die hier interessieren, seien die nachstehenden herausgegriffen. Apfelwürmer *(Carpocapsa pomonella L.)*[4]); Blattläuse an Gemüse; Gallen an „fruchttragenden Pappeln" *(? Pemphigus sp.)*, Beutelgallen, aus denen Mücken kommen, an Terebinthe *(P. cornicularius)* und Ulmengallen, vielleicht *Schizoneura lanigera* oder *Tetraneura ulmi*[5]); Brand an der Rinde der Feigenbäume *(Sphakelismos)*[6]); eine Spinne in den Erven[7]); den Erdfloh am Kohl *(Phyllotreta cruciferarum Goeze)* bekämpft man durch Besprengen mit Regenwasser, den am Rettich durch Zwischenpflanzen von Bockshornklee *(Trigonella foenum graecum)*. Die Feigenbäume leiden an der Räude, doch ist es unsicher, ob dabei an *Ceroplastes rusci L.* gedacht werden kann[8]), ferner bohrt in ihnen der Kerastes, wahrscheinlich *Hesperophanes griseus*.[9]) Bartflechte *(Usnea)*, das Phaskon, ist ein zerfetzter Auswuchs an *Quercus Aegilops L.*[10]) Froschregen wird für Aberglaube gehalten.[11]) Von Galläpfeln, die auf Eichen vorkommen, wird eine ganze Anzahl beschrieben. Auf Eichen wächst ferner die Ixia *(Loranthus europaeus)* und Hyphear die Mistel. Die Korkeiche ist am meisten dem Wurmfraß ausgesetzt und Prinos, die Kermeseiche *(Quercus coccifera L.)*, trägt als rote Körner die weiblichen Tiere einer zum Färben benutzen Schildlaus *(Coccus ilicis)*.[12]) An Feigenbäumen und an Gemüse sollen sich Gallen vorfinden.[13]) Unter den Getreideschädlingen an Gerste und Weizen wird der kis genannt, wobei es sich sowohl um *Calandra granaria*, wie *Zabrus tenebrioides* handeln kann.[14]) Die Kantharis am Weizen gehört vielleicht zu *Cantharis-* oder *Mylabris*-Arten, während die Würmer, welche die Wurzel verzehren, den Halm abbeißen oder sich in ihm bis zur Ähre durchfressen, von Bodenheimer als die Larven von *Chortophila flavibasis Stein* oder verwandte Arten gedeutet werden.[15])

[1]) Mayer, Geschichte d. Botanik 1, 131. [2]) Keller, Antike Tierwelt 2, 523.
[3]) Keller, Antike Tierwelt 2, 51.
[4]) Theophrast, Naturgeschichte der Gewächse. Übersetzt von Sprengel, Altona 1822. 2 Bde. Buch 5, Kap. 4. [5]) Bodenheimer, Materialien 1, 72. 73.
[6]) Theophrast, Naturgeschichte 1, B. 8, K. 10. [7]) Bodenheimer, Materialien 1, 73.
[8]) Theophrast, De causis plantarum lib. 5, de plant. lib. 5.
[9]) Bodenheimer, Materialien B. 4, K. 14. [10]) S. 7, 403. [11]) Keller, Antike Tierwelt 2, 317.
[12]) Lenz, Botanik d. alten Griechen u. Römer 400—404. [13]) Bodenheimer, Materialien 1, 71.
[14]) Böhner, K., Schädliche Raupen und Larven in der Geschichte, Der Sonntags-Kurier, Nürnberg 17. 9. 1922. [15]) Bodenheimer, Materialien 1, 73.

Bei Unfruchtbarkeit soll man den Boden umgraben, daß der Baum im Sommer mehr Feuchtigkeit und im Winter mehr Wärme bekomme. Zeigt sich ein zu geiles Wachstum soll man die Wurzeln freilegen, einen Teil abschneiden, damit Kälte und Luft daran komme und das Aufsteigen des Saftes vermindert werde. Ferner soll man bei Mandel-, Birn- und anderen Bäumen ein Eisenstück, das später durch einen Eichenkeil ersetzt wird, in die Wurzel eintreiben und die Wunde mit Erde bedecken. Bei Feigenbäumen wird die Wurzel ebenfalls beschnitten, Asche gestreut und der Stamm verwundet. Auch bei den Weinstöcken schneidet man in gleichen Fällen die Wurzeln zurück.[1]) Es handelt sich hier um Reizeinleitungen, die sich in mannigfacher Art bis in die neueste Zeit erhalten haben. Gummifluß wird vom Kirsch-[2]) und Pflaumenbaum[3]) erwähnt. Holzwürmer entstehen in Apfel-, Birn-, Eichen-, Feigen- und Mispelbäumen. Weniger kommen sie am Lorbeer vor. Zur Bekämpfung suchte man den Saft durch Vergraben von Mastix an die Wurzeln bitter zu machen[4]), als eine Art innerer Therapie. Die *Kerastes* genannten Käferarten sind Cerambyciden-Larven und kommen besonders an Feigen und Oliven vor. *Victus* ist ein Wurm, der abstirbt, wenn man ihn aus seinem ursprünglichen Aufenthalt entfernt und auf einen anderen Baum überträgt.[5]) Alle Stecklinge, die schnell wachsen sollen und die man vor Wurmfraß bewahren will, stecke man in eine Meerzwiebel *(Scilla maritima L.)*[6]), womit wohl den jungen Wurzeln ein gewisser Schutz geboten werden sollte. Getreideroste (*Puccinia*-Arten) werden von Gerste und Weizen genannt und die verschiedene Empfänglichkeit der einzelnen Sorten hervorgehoben.[7]) Reichlichen Schäden sind die Hülsenfrüchte ausgesetzt. An Bohnen, Erbsen, Kichererbsen *(Cicer arietinum L.)*, Ochr- und Platterbsen *(Lathyrus Ochrus DC* und *L. sativus L.)* findet man zahlreiche Würmer. Ipes und Midas sind Insekten in Bohnen[8]), Skolex Würmer an Platterbsen[9]), Spinnen finden sich in Kichererbsen[10]) und Trox an Hülsenfrüchten. Andererseits sollen in Ochros *(? Lathyrus Ochros DC)*, Lathyros *(? Lathyrus sp.)* und Pison, einer erbsenähnlichen Pflanze keine Schädlinge entstehen wegen Bitterkeit und Säuregehalt der Samen.[11]) Von Kichererbsen wird weiter Brand als Krankheit erwähnt. Bei Raupen und Maden am Kohl dürfte es sich um den Kohlweißling *(Pieris brassicae L.* und *P. rapae L.)* handeln.[12]) Bei Helos kann an Geschwulste, wie Knollenmaserungen an Bäumen gedacht werden, während Lopas kleinere Erhabenheiten auf der Rinde von Feigen und Obstbäumen, vielleicht sogar Schildläuse zu sein scheinen.[13]) Beachtenswert ist auch die erste Erwähnung des Überwallens von Wunden an Tannenstümpfen, bei denen die Stämme durch Wind abgebrochen oder sonstwie abgehauen wurden.[14]) Eine Erkrankung der Feigenbäume, bei der die Zweige dürr und

[1]) Walker, W., Die Obstlehre der Griechen und Römer, Reutlingen 1845, 103—104 und Lenz, Botanik d. alten Griechen u. Römer 421. [2]) Lenz 710.
[3]) Badermann, G., Die Uranfänge der Obstkultur, Die Gartenbauwirtschaft, 1926, 90.
[4]) s. [1]) Walker 103. [5]) Bodenheimer, Materialien 1, 274. [6]) Lenz, Botanik 293.
[7]) Theophrast 1. 3, c. 22. [8]) Bodenheimer, Materialien 1, 73.
[9]) Lenz, Botanik 724. [10]) Theophrast 8, 10.
[11]) Bodenheimer, Materialien 1, 272. [12]) Bodenheimer, Materialien 1, 73.
[13]) Schneider, J. G., Kritisches Griechisch-Deutsches Wörterbuch, 1805—1806, 2, 30.
[14]) Meyer, Geschichte der Botanik 1, 164.

schwarz wurden, hieß Krados und dürfte eine Art Spitzendürre darstellen.[1]) Die Dolichos (wahrscheinlich *Phaseolus vulgaris*) wird an Stangen gezogen, sie mißrät und überzieht sich mit Mehltau, wenn man ihr die Stützstangen wegnimmt.[2]) Zahlreich sind die Schädlinge an den Oliven. An Blättern fressen nicht zu bestimmende Raupen, an den Blüten die Raupen von *Prays oleella F.* Arachnion ist eine Erscheinung, bei der die Bäume von einem Spinngewebe überzogen werden, wobei nach Bodenheimer weniger an *Tetranychus telarius*, sondern eher an das Gewebe größerer Spinnen gedacht werden muß. Bei den schädigenden Würmern handelt es sich um *Dacus oleae Rossi*, bei denen, die unter die Fruchthaut und in den Kern eindringen, um *Apion*-Arten, vielleicht *A. malvae*.[3]) Raupen oder Maden fressen in den Früchten der Birnen, Granaten *(? Virachola livia Klug.)*, Mispeln und dem Speierling *(Sorbus domestica)*. Aus dem Lauche lockt man die Raupen durch angehäuftes Heu oder um die Pflanzen gelegten Mist, in welchen Köder sie leicht hineingehen und dann sich vernichten lassen. Im Asphodelus lebt ein Schädling, der sich später in eine Biene verwandelt *(? Lixus angustus)*.[4]) Unter Sphondyle hat man sich einen Käfer oder eine Käferlarve zu denken, welche die Wurzeln beschädigt und, wenn man sie angreift, einen Gestank verbreitet.[5]) An allen scharfen Samen, wie solchen von Kresse, Lauch und Senf entstehen kleine Tierchen, die wenig schädlich sind und die genannten Samen zur Aussaat nicht untauglich machen.[6]) Ein lästiges Unkraut unter den Linsen ist Aphakos, die Vogelwicke *(Vicia cracca L.)*, zwischen Flachs, Gerste und Weizen der Taumel-Lolch *(Lolium temulentum L.)*. Letzterer soll direkt aus den genannten Getreidearten besonders nach starken Regen entstehen.[7]) Der mit dem griechischen Namen Krambos bezeichnete und mit Aerugo in der lateinischen Ausgabe des Theophrast wiedergegebenen Wurmschaden des Weinstockes dürfte auf *Polychrosis botrana* zurückzuführen sein.[8]) Eine Art Samenbeize wird dadurch empfohlen, daß man, um Hülsenfrüchte mit weicher Schale zu erzielen, die Samen vor der Aussaat in sodahaltiges Wasser legen solle.[9]) Als Düngungsschäden wäre die Angabe zu betrachten, nach der Luzerne *(Medicago sativa)* auf Schafweiden nicht gedeihen soll, weil der Mist der Tiere sie zugrunde richte.[10]) Sehr beachtenswert sind die Bemerkungen über den Einfluß der Witterungsverhältnisse auf die Pflanzen. Schutz gegen Frost ist hauptsächlich in Gegenden notwendig, wo Teiche und Flüsse häufige Nebel bedingen. Die Winzer binden in solchen Gegenden die Weinstöcke und die Obstbauern die Obstbäume gut ein oder bedecken die gefährdeten Pflanzen wenn möglich mit Erde. Winde aus trockenen Gegenden schaden weniger als solche aus feuchten. Starke Hitzegrade erzeugen Verbrennungen an jungen Zweigen und Stämmen. Auch Bodentrockenheit ruft ähnliche Erscheinungen hervor.[11])

300—200. In das 3. Jahrhundert gehören die griechischen Bukoliker, von denen Theokrit um 280 in seinen Idyllen einige Beobachtungen über Schäd-

[1]) Schneider, Wörterbuch 698. [2]) Lenz, Botanik 732.
[3]) Bodenheimer, Materialien 171, 172. [4]) Bodenheimer, Materialien 71. 72. u. 75.
[5]) Schneider, Wörterbuch 1, 490. [6]) Bodenheimer, Materialien 1, 272.
[7]) Lenz, Botanik 247 u. 726. [8]) Bodenheimer, Materialien 1, 75.
[9]) Lenz, Botanik 725. [10]) Lenz, Botanik 717. [11]) s. Fußnote [1]) S. 11.

linge anführt. So sind Kantharoi Käfer, welche die Früchte der Feigen benagen, in den Weinbergen schaden Heuschrecken und Füchse.[1]) Aristophanes von Byzanz führt um 260 an, daß aus den Raupen auf Birn- und Feigenbäumen Kanthariden entstehen.[2]) Der römische Komödiendichter Titus Maccius Plautus, geboren 254 zu Sarsina in Umbrien, lebte in Rom und starb 184. In seinen Werken findet man einige Schädlinge und dazu Gehörendes angeführt: Tarmes den Holzwurm[3]), Schnappfallen *(muscipulae)* zur Mäusebekämpfung, *involvulus* und *volucra*, Würmer oder Larven am Weinstock, dem *convolvulus* (siehe unten) entsprechend[4]), und endlich ein mit Tipula bezeichnetes Tier, worunter *Ranatra linearis L.* verstanden werden soll und nicht ein Vertreter unserer jetzigen Gattung *Tipula*.[5]) Bei dem römischen Dichter Quintus Emius 239—169 liest man, daß die Kraniche große Schäden an den Bohnen anrichteten.[6]) Das erste in lateinischer Sprache geschriebene landwirtschaftliche Werk stammt von Marcus Portius Cato, dem Censor, welcher in der Zeit von 234 bis 149 lebte. Von seinen hierher gehörenden Angaben seien angeführt: Getreide wird weder von dem Curculio *(Calandra sp.)* noch von Mäusen geschädigt, wenn man den Kornboden mit einer zusammengekneteten Masse aus Amurca (siehe später bei Olive) und flüssig gemachter Amurca besprengt.[7]) Den Oliven wird das rote Moos gefährlich, wobei es sich wahrscheinlich um eine Pilzkrankheit handelte oder eine Flechte. Trägt der Baum keine Früchte, so lockere man den Boden um den Stamm, lege Stroh darum und gieße Amurcawasser, mit gleichen Teilen reinem Wasser gemischt, daran. Größere Bäume erhalten mehr, kleinere wenige von dieser Düngung. Amurca stellt in der altrömischen Landwirtschaft ein Allheilmittel dar. Man hat darunter wohl den Absatz (Trester, Drusen oder Hefe) zu verstehen, der sich bei der Herstellung des Olivenöls und dessen Klärung durch Sammeln der schleimigen Bestandteile am Boden bildet. Um den Convolvulus wobei es sich höchstwahrscheinlich um den Rebstichler *(Byctiscus betulae L.)*[7]) handelt, am Weinstock zu bekämpfen, umziehe man den unteren Teil des Stammes mit einem Klebering, bestehend aus einer Masse, zusammengekocht aus zur Honigdicke eingedampfter Amurca mit einem Drittel Bitumen (Erdpech) und einem Viertel Schwefel. Einer Art Abschreckungsmittel wird gedacht durch Empfehlung, die Linsen zwecks Haltbarkeit mit Laserpitium-Essig zu besprengen. Als Unkräuter im Getreide finden Erwähnung: *Avena, Cicuta* und *Ebulus*, als Gründüngungspflanzen *Faba, Lupinus* und *Vicia*.[8])

200—100. — Posidonios der Rhodier, geb. 135 zu Apamea in Syrien, gest. um 50 in Rom, berichtet nach Strabo[9]), daß asphalthaltige Erde, mit Öl gemischt, ein Mittel gegen Weinstockläuse darstelle, das, an den Stamm gebracht, die Tiere töte, ehe sie von der Wurzel zur Knospe gelangen und sei

[1]) Die griechischen Bukoliker; übers. von F. Zimmermann, Stuttgart 1856. Theokrit 5, 108—115.

[2]) Keller, Antike Tierwelt 2, 414. [3]) Seidensticker, Waldgesch. d. Altertums 2, 253.

[4]) Keller, Antike Tierwelt 1, 198. 2, 442.

[5]) Bodenheimer, F., Beitr. z. Kenntnis von Tipula oleracea. Ztschr. f. angew. Entomologie 9, 1923, 64. [6]) Keller, Antike Tierwelt 2, 186. [7]) Bodenheimer, Materialien 1, 263.

[8]) Cato, M. P., De re rustica (J. M. Geßner), Mannheim 1781, cap. 6, 37, 42, 93, 98, 116 u. 118. [9]) Strabon, Geographie 17, 5.

an dieser Stelle auf die ähnliche Angabe in bezug auf den Klebering bei Cato verwiesen. Der nächste landwirtschaftliche Schriftsteller ist Marcus Terentius Varro, geboren 116 in Reate in der Nähe von Rom, wo er als der gelehrteste Mann seiner Zeit galt. Er soll 620 Bücher geschrieben haben, wurde mit der Gründung der öffentlichen Reichsbibliothek in Rom betraut und starb im Jahre 27. Von Angaben über Beschädigungen von Pflanzen fanden sich: die Dattel wird durch langes Liegen wurmstichig, die Feige schimmelig.[1]) Die Fischotter soll die Wurzeln der Uferbäume (wohl beim Baue der Höhlen) anbeißen und zerstören.[2]) Getreide, das vom Kornwurm *(Calandra)* befallen ist, bringe man an die Sonne und stelle flache Schüsseln mit Wasser dazwischen auf. Die Schädlinge ziehen sich nach dem Wasser und kommen darin um.[3]) Zum Schutze gegen Rostkrankheiten rief man die Gottheit Rubigo an.[4]) Weizen und Hirse *(Panicum miliaceum L.)* bewahrte man in Spanien und anderen Gegenden in Erdgruben, die man Siri nannte. Das Getreide soll sich bis 50 und mehr Jahre darin ohne Schaden gehalten haben.[5]) Reife Granatfrüchte *(Punica granatum L.)* und Walnüsse werden in Fässern zwischen Sand aufgehoben, Äpfel in Spreu. Auch hier finden sich reichliche Angaben über Amurca oder Ölhefe. Sie wird zur Bekämpfung von Ameisen, Maulwürfen und Mäusen empfohlen.[6]) Gießt man das Mittel auf den Boden, so wird er schwarz und unfruchtbar. In bezug auf die Herstellung wird vorgeschrieben, die wässerige Flüssigkeit zunächst etwa 15 Tage stehen zu lassen, dann in zwölfmaliger Wiederholung innerhalb sechs Monaten das Obenstehende abzuschöpfen, und zwar das letzte Mal am besten bei abnehmendem Mond. Danach koche man die Masse bei gelindem Feuer ein und bewahre sie in Fässern auf. Bei dieser Aufbereitung soll sie am wirksamsten sein.[7]) Als ganz besondere Schädlinge für Olivenbäume und Weinstöcke sind die Ziegen anzusehen. Gegen Wanzen *(Cimex)* wird empfohlen, Schlangengurken in Wasser zu legen und mit diesem Auszug die verseuchten Stellen zu besprengen. Auch Rindergalle mit Essig wurde zu dem gleichen Zwecke verwendet.[8]) Den Weinstöcken schaden in Asien die Füchse, auf der Insel Pandataria mußten sie gegen Mäuse durch Fallen geschützt werden.[9]) Erwähnt seien die verschiedenen angeführten Pflanzenfeindschaften. So sollen sich Olivenbäume weder mit Eichen noch Walnußbäumen vertragen, noch soll man Reben in der Nähe von Kohl anbauen. Als eine den Gewächsen schädliche Erdart wird der Carbunculus (sonst eine Knospenerkrankung) genannt. Sie soll schwarz aussehen und bei starker Sonnenhitze darin die Wurzeln der Saaten verbrennen. Besonderer Beachtung wird bei landwirtschaftlichen Arbeiten die Stellung der Gestirne empfohlen.[10]) Da Witterungsschäden von verderblichem Einfluß auf das Pflanzenleben sind, sei hier eingeschaltet, daß Cicero, geboren 106 zu Arpinum, gestorben 43 zu Cajeta, das Geschrei des Wasserhuhns *(fulica)* als ein fast untrügliches Zeichen für nahe Stürme erklärte.[11])

---

[1]) Varro, M. T., De re rustica; übers. von J. Suter, Ldw. Hist. Blätter 1907. Buch 1, Kap. 67.
[2]) Keller, Antike Tierwelt 1, 173.
[3]) Varro, de re rustica B. 1. K. 63.
[4]) Varro, de re rustica B. 1. K. 1.
[5]) Varro, de re rustica B. 1. K. 57.
[6]) Varro, de re rustica B. 1. K. 59.
[7]) Varro, de re rustica B. 1. K. 55, 61 u. 64.
[8]) Varro, de re rustica B. 1. K. 2.
[9]) Varro, de re rustica B. 1. K. 8.
[10]) Varro, de re rustica B. 1. K. 9, 16, 37.
[11]) Cicero, Marc. Tull. De divinatione I 8, 14. 9, 15.

100—1. Publius Virgilius Maro, der berühmte römische Dichter, geboren 70 zu Andes bei Mantua, kam später nach Rom, wurde beeinflußt von Theokrit, der früher genannt wurde, und flocht wie dieser landwirtschaftliche Stoffe in seine Werke ein, von denen in dieser Hinsicht die Georgika das bedeutendste ist. Er starb bei der Rückkehr von einer Reise nach Griechenland im Jahre 19 zu Brundisium, dem heutigen Brindisi. Aus seinen Werken verdienen nachfolgende Angaben erwähnt zu werden: Das Saatgut wurde, um es triebkräftig und die Samen größer zu machen, mit Salpeter und Amurca gebeizt.[1]) An eine Art Bodensterilisation kann gedacht werden, wenn geboten wird, unfruchtbares Land zu brennen, damit die „glutaussaugende Hitze das Gebrest ihm nimmt und schädliche Nässe verjaget".[2]) Kalte Böden lassen sich an dem darauf gedeihenden Pflanzenwuchs, Föhren, Taxus und Efeu, erkennen.[3]) Der Chichorie *(Cichorium sp.)* schaden Gänse, Kraniche und vielfach schattiger Standort. Dem Getreide sind Ameisen, Feldmäuse, Kornwurm und der Maulwurf lästig, der die Tenne unterwühlt.[4]) Von schädlichem Unkraut, dem man mit Karst und Hacke zu Leibe gehen soll, werden Distel *(Carduus)*, Kletten *(Lappa)*, stacheliger Dorn *(Tribulus)*, Lolch *(Lolium)*[5]) und unfruchtbarer Hafer *(sterilis avena)*, wohl Windhafer[6]), erwähnt. Dornhecken *(vepres)* in Brand zu stecken, war auch an Festtagen erlaubt. Die Saaten schädigende Vögel wurden durch Lärm verscheucht, auch dies war an Feiertagen gestattet, ebenso Vögel mit Leim zu fangen und keimende Saaten durch Dornenreisig dagegen zu schützen. In den Gärten stellte man als Vogelscheuchen rot angestrichene Standbilder des Priapus auf.[7]) Witterungsschäden durch Hagel, Regen, Sturm und Wind findet man öfter genannt.[8]) Empfohlen werden dagegen Gebete zu den Göttern und Flurumgänge (Ambravalien), wobei das Opfertier dreimal um das Feld geführt wurde.[9]) Gegen Verzauberung wie Entführung der Saat von den Äckern steckte man gewisse Kräuter in die Erde[10]), was langsam zum Wunderglauben hinüberführte, so daß man in späterer Zeit erzählte, Virgil habe in Neapel eine eherne Heuschrecke an einen Baum geheftet und damit bewirkt, daß die Stadt von Heuschrecken verschont blieb, wie er auch zu Rom ein kupfernes Roß besessen haben soll, mit dem er, durch die Stadt reitend, diese von allen Schädlingen reinigte.[11]) Auch bei Quintus Horatius Flaccus, geb. 65 in Venusia (Apulien), gest. im Jahre 8, finden sich einige hier brauchbare Angaben: Kästchen aus Zypressenholz galten als wurmsicher und dienten zum Aufbewahren wertvoller Handschriften[12]), Nach der „Griechischen Anthologie", mit deren Sammlung um das Jahr 60 begonnen sein soll, hing man Igel, die man als Traubendiebe fing, dem Dionysos zu Ehren lebendig auf.[13]) Diodorus von Sizilien, römischer Geschichtsschreiber, lebte um das Jahr 60 und hielt in seiner griechisch geschrie-

[1]) P. Virgilius Maro, Georgica (Trendlenburg) 1, 141. 193—196.
[2]) Virgilius, Georgica 1, 84—88. [3]) Virgilius, Georgica 2, 256—258.
[4]) Virgilius, Georgica 1, 118—121. 157. 181. 182. 183. 185. 186. [5]) Virgilius, Georgica 1, 152—156.
[6]) Virgilius, Eclogae, 5, 35. [7]) Virgilius, Georgica 1, 157. 270. 271 und 4, 110.
[8]) Virgilius, Georgica 1, 318—320. 335. 447—453. [9]) Virgilius, Georgica 1, 158. 159. 345.
[10]) Virgilius, Eclogae 8. 99. [11]) Stemplinger, Antiker Aberglaube 11. 88.
[12]) Q. Horatius Flaccus, Werke (Voß), Episteln II 3, An die Pisonen 332.
[13]) Keller, Antike Tierwelt 1, 18.

benen historischen Bibliothek eine große Anzahl von Beobachtungen aus der Naturwissenschaft fest. Es sei hier verwiesen auf den Heuschreckenfang der Akridophagen (Heuschreckenesser), kleiner, tiefschwarzer Menschen, die in Afrika an dem Rande der Wüste wohnten. Wenn im Frühling die Heuschrecken mit den West- und Südwestwinden kamen, wurde ein Tal mit frischem Holz belegt, man zündete dieses an, worauf der entstehende Rauch bewirkte, daß die Tiere herunterfielen. In Ägypten galt der Ibis durch Vertilgen der Heuschrecken und vieler Raupen als nützlich.[1]) Nach P. Ovidius Naso, geb. im Jahre 43 zu Sulmo, gest. 17 zu Tomi am Schwarzen Meer, dem bekannten römischen Dichter, hießen die Seidenwürmer *Tineae agrestes*, während sonst mit dem Worte *Tinea* eine Motte verstanden wurde.[2]) Tibull, geb. 43 in Rom, gest. ebenda um 20 n. Chr., glaubte, daß Witterungserscheinungen wie Regen, Schnee und Sonnenschein durch Zauberei entständen.[3]) Der griechische Geograph Strabon, geboren um 66 zu Amasia in Pontos, gestorben um 24 n. Chr. in Rom, bringt an verschiedenen Stellen beachtenswerte Angaben. Im Gebiete der Rhodier gab es einen dem Apollo Erythibius als Schützer der Fluren geweihten Tempel, weil dort die sonst mit dem Namen Erysibe bezeichnete Getreidekrankheit Erythibe hieß. Bei den Parnopen, die auch Kornopen genannt wurden, ward ein Herkules Kornopion verehrt, weil er sie von den Heuschrecken befreite. Bei den Aeoliern in Asien hieß ein Monat Pornopion (Heuschrecke), und man brachte in ähnlicher Weise einem Apollo Pornopion Opfer.[4]) Großen Schaden richteten in Spanien die Kaninchen und Feldmäuse an den Pflanzen, Saaten und Wurzeln an. Man fing die ersteren durch Eintreiben wilder Katzen (? Wiesel) in die Höhlen.[5]) Nahe bei Olynthus war ein Tal, das den Namen Käfertod führte, weil jeder Käfer starb, der an diese Stelle kam.[6]) Als Ipoktonus wird Herkules bei den Erythräern verehrt, weil er die Würmer, welche die Reben fraßen, bei ihnen vertrieb, während sie in anderen Gegenden zahlreich vorkamen.[7]) Marcus Vitruvius Pollio war in Rom Architekt und schrieb im Jahre 13 sein Werk über die Baukunst, in welchem er einige Holzschädlinge anführte. Besonders Fichtenholz litt nach ihm stark unter Wurmfraß. Gegen Getreideschädlinge (Curculio) empfahl er, die Speicher hoch und gegen Norden oder Nordosten gerichtet anzulegen, damit das Getreide nicht zu schnell erwärmt werde und die durch den Wind erzeugte Abkühlung länger anhalte. Die Anlage nach anderen Richtungen hielt er für nachteilig.[8])

Die Zeit nach Christi Geburt

1—100. — Es ist nicht möglich, hier alle Ausgrabungen anzuführen, bei denen durch Funde von Getreidekörnern, Obstsamen und dergleichen sich das Vorkommen vieler Kulturpflanzen in früherer Zeit feststellen läßt. Wichtig erscheint aber, daß bei Aufdeckung eines Back- und Trockenofens in der Feldmark Harsefeld (Kreis Stade, Hannover) zwischen den oben angedeuteten

[1]) Diodors von Sizilien Geschichts-Bibliothek (A. Wahrmund) 1, 87. 3, 28.
[2]) Publius Ovidius Naso, Metamorphoses, 15, 373. [3]) Stemplinger, Antiker Aberglaube 72.
[4]) Strabon, Geographie 13, 1, S. 1122. [5]) Strabon, Geographie 3, 2, S. 278.
[6]) Strabon, Geographie 7, 15, S. 617. [7]) Strabon, Geographie 13, 1, S. 1122.
[8]) Marcus Vitruvius Pollio, Über Architektur (v. Reber), Langenscheidtsche Klassiker Bibliothek, Bd. 110, 64. 262.

Sämereien einige von Unkräutern, die zweifelsohne zwischen dem Getreide vorkamen, und dazwischen Mutterkorn *(Claviceps purpurea)* nachgewiesen wurde.[1]) Aus der Sprache der Kopten, den christlichen Nachkommen der alten Ägypter, die bereits im 10. Jahrhundert nicht mehr gesprochen wurde, können einige Namen von Schädlingen angeführt werden: der Kornwurm wird nicht als Wurm, sondern als *šeri ṅte akinos*, d. h. Sohn des Käfers, bezeichnet; die Laus *kakti* oder *kakthi*.[2]) Der Zeit nach folgt nun Cajus Plinius Secundus, geboren 23 zu Verona, gestorben beim Ausbruch des Vesuvs im Jahre 79. Seine Naturgeschichte ist das umfangreichste Quellenwerk für die naturwissenschaftlichen Kenntnisse des klassischen Altertums. Eine große Anzahl Arbeiten nur dem Namen nach bekannter Autoren sind hier wenigstens in Auszügen festgehalten. Leider können nur kurze Andeutungen gemacht werden, da die Zeit nicht ausreichte zu kritischen Untersuchungen, ganz abgesehen davon, daß der zur Verfügung stehende Raum eine ausführliche Behandlung des Stoffes nicht zugelassen hätte. Nicht angeführt sind nach Möglichkeit Angaben, die sich bereits früher von anderen Autoren beschrieben fanden. Zu den Abschreckungsmitteln wäre zu rechnen, wenn gegen Laubfraß des Viehs empfohlen wird, die Bäume mit in Wasser verrührtem Kuhmist zu besprengen[3]) oder gegen Mäuseschäden die Schreibtinte zum Schutz der Schriftstücke mit Wermut zu versetzen.[4]) Die Ameisen wurden getötet durch Kalk, Origanum oder Schwefel[5]) (vgl. Aristoteles 384—322). Von den Bäumen wurden sie abgehalten durch Kleberinge aus Rötel und Pech, oder man lockte sie durch Aufhängen eines Fisches an diesen, um sie dann zu vernichten, auch bestrich man den Wurzelhals mit Öl, in dem bittere Wolfsbohnen zerrieben waren.[6]) In Gärten, die nicht gewässert werden konnten, wurden die Löcher der Ameisen mit Meerschlamm und Asche verschmiert, man tötete sie ferner mit dem Kraute Heliotropium oder vertrieb sie mit ungebranntem und in Wasser zerteiltem Ziegelsteinmehl.[7]) Auch ein ganz unsinniges Mittel wurde geraten, die Verwendung des Herzes einer Fledermaus, was erwähnt sei, weil solche Angaben sich jahrhundertelang in der Literatur erhielten.[8]) Vom Apfelbaum wird gesagt, daß er früh alt und wurmstichig werde.[9]) An eine Art Samenbeize ist zu denken, wenn empfohlen wird, Getreidekörner vor der Aussaat mit Wein anzufeuchten oder Bohnen im gleichen Falle drei Tage lang in mit Wasser vermischtem Urin liegen zu lassen. Abergläubisch ist, wenn angeführt wird, man solle sie mit dem Vorderfuß eines Maulwurfs berühren.[10]) Kohlsamen soll von keinem Tier beschädigt werden, wenn man ihn in Saft aus Kohlkraut einweicht.[11]) Der Biber schadete an den Bäumen, besonders in Pontus, doch verfolgte man ihn nur, um das als Medikament geschätzte Bibergeil von ihm zu gewinnen.[12]) Der verschiedene Einfluß der Bodenverhältnisse auf das Wachstum der Bäume war bekannt. Allgemeine Mittel, dieselben günstig zu gestalten, waren: Zufuhr neuer Erde, Luftzufuhr an die Wurzeln, Bewässern, Entwässern, Düngung, Schröpfen,

[1]) Wegewitz, W., Fundberichte aus dem Kreise Stade. Der Heimatfreund Nr. 49. Beilage zum Stader Tageblatt vom 6. 12. 1927.
[2]) v. Oefele, F., Privat. Mittl. [3]) Plinius, C., Secundus, Naturgeschichte 17, 47.
[4]) ebd. 27, 28. [5]) ebd. 10, 90. [6]) ebd. 17, 47. [7]) ebd. 19, 58. [8]) ebd. 29, 29.
[9]) ebd. 16, 50. [10]) ebd. 18, 45. [11]) ebd. 19, 58. [12]) ebd. 8, 47.

Reinigen und Abbürsten der Rinde, Ausschneiden der Äste usw. Übermäßige Fruchtbarkeit galt als schädlich.[1]) An Buchenblättern waren Gallen (? *Hormomya sp.)* als „grüne, spitzige Beeren" bekannt. Den Bucheckern schadeten die Mäuse.[2]) Für kranke Bäume wurde eine Düngung mit Traubentrestern empfohlen und um den Stamm das Anpflanzen von Wolfsbohnen (*Lupinus* als Stickstoffsammler). In ähnlicher Weise gab man Urin mit gleichen Teilen Wasser als Heilmittel. Eine Kalkgabe, den Kirschbäumen gegeben, bewirkte, daß die Früchte früher reiften. Die Ahornbäume liebten Wein an die Wurzeln gegossen. Dünger sollte man nicht in der Sonnenhitze ausstreuen. Besonders vorsichtig war man mit Schweinemist beim Weinstock und verwendete ihn erst nach fünfjährigem Lagern.[3]) Von den Eichen wurde eine größere Anzahl Gallen beschrieben und außerdem Mückenarten, die den Früchten schadeten.[4]) An den Feigen kamen die Centrinen vor, den Mücken ähnliche Tiere, welche den nützlichen, die Kaprifikation vornehmenden Psenen schädlich wurden. Weitere Krankheitserscheinungen waren Schorf, eine Spitzendürre, Schnecken und Motten, zu deren Bekämpfung man einen Mastixzweig verkehrt herum nahe bei dem Feigenbaum einstecken sollte. Gegen das Abfallen der Früchte wurde Erde- und Spreuanhäufelung um den Stamm empfohlen und gegen Wurmbefall und Wurzelfäule Asche mit Raute als Abschreckungsmittel.[5]) Fliegen wurden mit weißer Nießwurz *(Veratrum album)*, die man zerrieb und mit Milch ansetzte, getötet.[6]) Von den Krankheiten des Getreides war Rubigo, der Rost, die wichtigste. Besonders stark befallen wurden Gegenden mit vielem Tauniedergang und solche zwischen Bergen. Wo viel Wind wehte, sollten die Pflanzen verschont bleiben. Als Bekämpfungsmittel sollten Lorbeerzweige auf das Feld gesteckt werden, auch war der Befall abhängig vom Stand der Gestirne. In den Ähren fand man Würmchen, besonders wenn nach einem Regen Hitze folgte. Durch ungünstige Bodenverhältnisse konnten sich Würmer an den Wurzeln festsetzen. In solchen Fällen behandelte man dieselben mit Ölsatz (Amurca). Gewarnt wurde, Samen mit Öl, Pech oder Fett in Berührung zu bringen. Zur Aufbewahrung hatte man verschieden konstruierte Kornbehälter, die beschrieben werden, hergestellt. In das Gebiet des Aberglaubens gehören die Angaben über Schutz der Felder gegen Vögel, wobei ein gewisses Kraut in den Ackerecken vergraben werden sollte (vgl. Vergil), oder gar der Vorschlag, gegen Würmer und Sperlinge eine Kröte in einem verschlossenen Gefäß im Acker einzugraben, die jedoch vor der Ernte wieder herausgenommen werden sollte[7]), wohinter sich wohl der Gedankengang versteckte, daß ihre Gegenwart das Feld schützen sollte, wie die Anwesenheit einer Katze ein Haus vor Mäusen. Gegen die Bekämpfung der Heuschrecken bestanden in verschiedenen Ländern besondere gesetzliche Vorschriften. Auf Lemnos mußte jeder Einwohner im Jahr eine bestimmte Anzahl an die Behörde abliefern. Ebenda soll man Dohlen (nach Keller 2, 81 vielleicht Rosenstare) abgerichtet haben, den Schwärmen der Heuschrecken entgegenzufliegen, um sie zu zerstreuen oder ihre Eier zu vernichten. In Illyrien und Thessalien wurden

[1]) Plinius, C., Secundus, Naturgeschichte 17, 3. 37; 4. 17, 39. [2]) ebd. 16, 6; 7.
[3]) ebd. 12, 4. 17, 3. 46. 47. [4]) ebd. 16, 8. 9. 17, 37; 7. [5]) ebd. 17, 37; 4. 5. 17, 44. 47.
[6]) ebd. 25, 25. [7]) ebd. 18, 44. 45. 68; 3. 69; 2. 73.

diese Vögel deshalb geschont. In Syrien bot man Soldaten gegen die Heuschrecken auf. In der Kyrenaika ordnete ein Gesetz an, Eier, Jungtiere und Imagines zu bestimmten Zeiten zu vernichten. Der Halbedelstein Amethyst galt als wirksam gegen sie, und man schnitt aus ihm Gemmen mit ihrem Bilde, wie dies bereits im alten Ägypten üblich war.[1]) Von Holzwürmern werden, außer den früher schon genannten Cerastes und Tarmes, angeführt: Cossus aus Eichen, der, mit Mehl gemästet, als Leckerbissen galt; Tabanus und Thrips. Bei den mit dem Namen Teredo bezeichneten „Holzwürmern", die nur im Wasser vorkommen, dürfte es sich um die Bohrmuschel gehandelt haben.[2]) An Hülsenfrüchten, *Ervum*-Arten, worunter vielleicht Wicken zu verstehen sind, schadete das Phalangeon, ein Tierchen aus dem Spinnengeschlecht *(? Tetranychus)*. Auch Schnecken wurden als Schädlinge von denselben Pflanzen erwähnt.[3]) Am Kohl schädigte die Eruca, eine Raupe, die für diejenige des Kohlweißlings gehalten wird. Um sie abzuschrecken, streute man Kichererbsen zwischen die Pflanzen oder bespritzte sie mit einer Wermutabkochung.[4]) Der Kümmel litt unter der Räude und wurde oft von einem Limodorum genannten Kraute erstickt.[5]) Mäuse wurden vertrieben, wenn man ein ihnen feindliches Tier, wie eine Katze oder Wiesel, zu Asche verbrannte, diese in Wasser auflöste und damit die zu schützenden Gegenstände besprengte. Dasselbe gelang, wenn man in ihre Gänge Affodill *(Asphodelus ramosus L.)* einlegte.[6]) Mücken sollten durch Räuchern mit Galbanum (Gummiharz von *Ferula*-Arten) vertrieben werden.[7]) Der Olivenbaum litt an einer Klavus genannten Erkrankung, die durch Sonnenbrand entstehen sollte.[8]) Man vermied außerdem, Olivenbäume an eine Stelle zu pflanzen, wo früher Eichen standen, da an deren Wurzeln die Rauca (vielleicht die Wurzelform einer Eichencynipide)[9]) vorkam, welche auf Ölbaumwurzeln überging. Sonst kannte man noch Würmer, die das Fruchtfleisch, und solche, die den Samenkern zerstörten.[10]) Unter der Pityocampa-Raupe der Fichten kann *Thaumetopoca pityocampa Fabr.*[11]) vermutet werden. Dem Rettich gegenüber wirkten Alaun, Bohnen- und Erbsenhülsen, Salpeter und warmes Seewasser wie Gift. Er sollte ferner kränkeln, wenn Kohl oder Haselstauden in seiner Nähe standen, und außerdem litt er unter Raupen und Würmern.[12]) In den Rüben *(Napus)* fand man Mücken. Als Mittel dagegen sollten Schotenfrüchte dazwischen gesät werden.[13]) Sowohl Nackt- wie Gehäuseschnecken schadeten an Kohl und Salat *(Lactuca)*.[14]) Der Storch stand als Vertilger schädlicher Tiere in hohem Ansehen. In Thessalien gab es ein Gesetz, nach dem derjenige mit dem Tode bestraft wurde, der einen Storch tötete, und sind hierin Anfänge des Vogelschutzes zu erblicken.[15]) Der Styraxbaum *(Liquidambar orientalis Mill.)*, der in Syrien vorkommt, soll von ge-

[1]) Plinius, C., Secundus, Naturgeschichte 11, 35. 37, 40.

[2]) ebd. 11, 38. 16, 78. 17, 37; 3. Vgl. Moll, F., Die Bohrmuschel *(Teredo navalis)* in der älteren Literatur. — Arch. f. Gesch. d. Mathematik, der Naturwissenschaften und der Technik N. F. 2, 1928, 123—149.

[3]) ebd. 18, 44; 3. [4]) ebd. 19, 57. 58. [5]) ebd. 19, 57.

[6]) ebd. 18, 45. 22, 32. [7]) ebd. 19, 59. [8]) ebd. 17, 37; 4.

[9]) Bodenheimer, F. S., Materialien zur Geschichte der Entomologie 2, 323.

[10]) Plinius wie vorher 17, 30; 3. [11]) Bodenheimer wie vorher 2, 322.

[12]) Plinius wie vorher 17, 37; 10. 19, 57. [13]) ebd. 19, 57. 58. [14]) ebd. 19, 57. [15]) ebd. 10, 31.

flügelten Würmchen geschädigt werden, die an seinem Holze nagten, weshalb der Styraxbalsam oft mit Holzmehl verunreinigt war.[1]) Die Entfernung des Unkrautes wurde dringend empfohlen, beim Säen sollte man Asche mitverwenden. Besonders genannt werden von Unkräutern Ateramnon, das auf fettem Boden die Bohnen erstickte, Flechten *(lichen, scabies)*, die an allen Bäumen vorkamen, Halimos, ein Gewächs, das die Cytisuspflanze abtötete, Orobanche *(? Cuscuta* oder *Lathyrus)*, die sich um Kichern und Erven windet und sie erstickt, Schachtelhalm *(Equisetum)* auf Wiesen, Taumellolch *(Lolium temulentum)*, Teramnon, das die Bohnen auf mageren Böden schädigt, Windhafer *(Avena fatua)* und Aegilops *(? Bromus squarrosus)*, unter dem Getreide Brombeere, Burzeldorn *(Tribulus terrestris)*, Distel, Klette *(Lappa)* und Pelekinon *(Coronilla securigera L.)*.[2]) Dem Abschnitte, den wir heute mit dem Begriff Vorratsschädlinge bezeichnen, schenkte auch das Altertum hohe Bedeutung. Für das Getreide wurden schon an früheren Stellen manche Bekämpfungsmethoden derselben angeführt. Ergänzt sei hier das Einlegen von Zypressenblättern zwischen das Saatgut, das Einstreuen kalcidischer oder karischer Kreide, ferner einer Erdart aus Euboea, welche alle das Getreide nicht verderben ließen, und schließlich das Aufspritzen einer Wermutabkochung. Vom Kornwurm wurde gesagt, er sollte nicht mehr als vier Finger breit in die Gereidehaufen eindringen.[3]) Hülsenfrüchte bewahrte man in Gefäßen, in denen Salzwasser längere Zeit gestanden hatte, und verschloß diese mit Gips, oder über mit Essig gefüllten Krügen, die in Asche standen. Kichererbsen sollten im Lager nicht von Schädlingen befallen werden.[4]) Für Obst gab es viele Vorschriften. Es seien nur erwähnt: Äpfel wurden mit in Wein geknetetem Ton bestrichen, edlere Sorten und Quitten mit Gips oder Wachs überzogen. Birnen bewahrte man in ausgepichten Tongefäßen auf, die umgekehrt mit vergipster Öffnung in die Erde eingegraben wurden. Feigen und Myrthenzweige mit Früchten wurden gut getrocknet und kamen dann in mit Ölhefe (Amurca) ausgestrichene Tongefäße. Weintrauben wurden wie die Äpfel mit Ton überzogen, dann bis zum Gebrauche aufgehängt oder zwischen Tannen-, Pappel- oder Eschenholzspänen aufbewahrt. Auf dem Boden, in der Nähe des Kornes aufgehängt, sollen sie durch die konservierende Kraft des Kornstaubes sich lange gehalten haben. An der Sonne getrocknet, packte man die Trauben nachher mit Feigen-, Reben-, Ahornblättern oder Binsen zusammen in Gefäße ein, die mit Gips dicht verschlossen wurden. Die Obstkammern sollten kühl und trocken sein, die Fensteröffnung nach Norden gelegen. Ausgelegt wurden sie mit Matten oder Stroh. Auch Obstgruben wurden hergestellt, mit Sand ausgestreut und einem Deckel und Erde verschlossen. Ferner benutzte man eine Methode, bei der die Zweige, an denen die Früchte hingen, in Hollundermark gesteckt wurden. Selbst mit Wolle, Spreu u. dergl. ausgelegte Schachteln dienten zur Aufnahme der Früchte, wobei an Schaupackungen gedacht werden kann. Ingwerwurzel wird trotz ihrer Schärfe von Würmern zerfressen.[5]) Besondere Sorgfalt ließ man dem Weinstock zukommen. Viele Beschädigungen

[1]) Plinius, C., Secundus, Naturgeschichte 12, 55. [2]) ebd. 17, 37; 10. 17, 47. 18, 44; 3. 18, 45.
[3]) ebd. 18, 45. 73. 74. [4]) ebd. 18, 73. [5]) ebd. 15, 8. 18.

entstanden durch unvorsichtiges Benehmen der Winzer beim Pflügen und Graben, durch Abstoßen der Rinde und Arbeiten mit stumpfen Gartenmessern. Weinstöcke, die bei Neumond beschnitten wurden, sollten von keinem Schädling befallen werden. Araneum nannte man eine Erscheinung, bei der die Trauben wie durch ein Gespinst eingewickelt wurden und dabei zugrunde gingen. Früher wurde dieselbe Erscheinung bei Oliven erwähnt. Gegen das Bluten der Stöcke wurden die Wurzeln mit Salzwasser begossen. Bei Wurzelfäule sollte die Wurzel mit Asche, in Essig gelöst, besprengt und der Stock mit demselben Mittel bestrichen werden. Als gefährliche Erkrankung galt der Brand *(Carbunculatio)*. Nicht alle Rebstöcke litten daran. Die Zeit um die Sonnenwende war dafür am gefährlichsten. Die Erscheinung breitete sich über ganze Länder aus. Die Blätter vertrockneten dabei, und man glaubte, Tau und Sonnenstrahlen, auch der Mond, ständen damit im Zusammenhang. Wohl unter Berücksichtigung der Befallszeit, wenn die Sonne im Zeichen des Krebses stand, glaubte man, durch Verbrennen eines lebendigen Krebses das Übel zu verhindern. Gelenkkrankheit *(Articulatio)* entstand, wenn der Sturm die Stöcke beschädigte oder beim Beschneiden das Messer falsch geführt wurde. Volucra, ein schon von Cato genannter Schädling, der die jungen Trauben abnagte, soll durch Bestreichen des Winzermessers vor der Arbeit mit einem Biberfell, nach derselben mit Bärenblut, also mit Abschreckungsmitteln, bekämpft werden. Gegen Beschädigungen durch Wespen wurde empfohlen, die Trauben mit Öl zu bespritzen. Man glaubte, daß der Weinstock durch seine großen Blätter sich selbst gegen Hagel schütze. Ungünstige Beeinflussung durch den Boden war ebenfalls bekannt. Eine gewisse Abneigung soll zwischen Rettich und Lorbeer einerseits und dem Weinstock andererseits bestanden haben, die beiden ersteren sollten durch ihren Geruch ihm schaden (ähnlich bei Varro). Als eine Gewaltkur wäre anzusehen, wenn man liest, daß bei Unfruchtbarkeit man den Stock über der Wurzel abschneiden und mit Asche, gelöst in scharfem Essig, behandeln soll. Wenn die Trauben faulen, sollte der Stock mit Sandarach bestrichen werden, wobei zu bedenken, daß hier nicht das Harz, sondern eine Arsenverbindung gemeint war, wodurch ein fressender Schädling bekämpft werden konnte.[1]) Großen Wert legte man auf die Beobachtung der Witterungsverhältnisse. Plinius behandelte dieses Gebiet in vielen Kapiteln und gab hauptsächlich Beispiele aus dem Tier- und Pflanzenleben an, nach denen das kommende Wetter vorausgesagt werden sollte. Er wußte genau, einen wie starken Einfluß die Witterung auf das Pflanzenwachstum hatte. Gewisse Trauben, die besonders früh blühten, litten z. B. weniger unter Wind und Regen wie spätblühende Sorten. Erbsen litten unter Frost, die Bäume in der Blüte unter Hagel. Starke Hitze machte die Trauben vor der Reife hart *(Roratio)*. Zur Zeit der Hundstage schadete sie den Pfropfreisern von Feigen und Reben. Strahlte die Sonne öfters durch Gewölk auf das Getreide, so litt dieses darunter. Regen nützte dem jungen Getreide und schadete in der Blüte besonders der Gerste, dem Weinstock und der Olive. Zuviel Regen war die Ursache, daß die Feigen frühzeitig von den

[1]) Plinius, C., Secundus, Naturgeschichte 14, 3. 5. 15, 18.—17, 36. 37; 6. 10.—17, 47. 18, 68; 3. 18, 70.

Bäumen fielen. Tau und Nebel galten unter Umständen als schädlich, man suchte durch Räucherungen, wozu Reisig und frisches Kraut verwendet wurde, dagegen anzukämpfen. Die Räude der Feigenbäume schrieb man dem Tau zu. Der Wind schadete in der Blüte, auch galt er durch seine austrocknende Kraft als Ursache des Brandes.[1]) Nässe im Boden galt als schädlich, besonders litten Feigen- und Ölbaum darunter.[2]) Verwundungen der Bäume sollten vermieden werden. Besonders sollte man darauf achten, daß die Gipfel der Bäume nicht abgeschlagen wurden *(Decacuminatio)*. Nagen Tiere, ganz besonders Ziegen, an den Bäumen und verursachen Wunden, so gibt man ihnen zur leichteren Heilung Gaben von Tauben- oder Schweinemist. Man glaubte, daß Mandelbäume mit süßen Früchten durch Verletzungen veranlaßt wurden, bittere Mandeln hervorzubringen.[3]) Ein sehr wichtiger Ausspruch, den Plinius anwendete, lautet: „Vorzüglich muß man zu verhüten suchen, daß die Kur selbst nicht eine Krankheit veranlasse, wie geschehen kann, wenn die Mittel zu viel oder zur Unzeit gebraucht werden."[4]) Nur unter der Voraussetzung, daß Plinius sich vorgenommen hatte, zusammenzutragen, was zu finden war, ist es zu verstehen, daß er neben so vielen wertvollen Beiträgen auch ganz unsinnige Dinge aufgeschrieben hat wie: gegen Raupen und Fäulnis berühre man die Bäume mit der Haut einer grünen Eidechse, oder die Pflanze Ocimum gedeihe am besten, wenn bei ihrer Aussaat geflucht würde.[5]) Noch viel merkwürdiger ist es aber, daß gerade solche Angaben, nicht nur aus Plinius, sondern auch aus anderen Schriftstellern, fast restlos jahrhundertelang in die nachfolgenden Bücher übergingen.

Mit Plinius muß des zur Verfügung stehenden Raumes wegen mit einer eingehenderen Behandlung des Stoffes geendet werden. Es sollte bis hier gezeigt werden, wie viel und an wie verschiedenen Stellen das Material zusammengesucht werden muß, um eine ausführliche Geschichte der Schädlinge und Pflanzenkrankheiten zu schreiben. Ich stelle kurz geordnet in einer Übersicht noch einmal zusammen, was das Altertum, soweit mir bekannt wurde, bis in das 1. Jahrhundert nach Christi Geburt an Einrichtungen und Methoden kannte, die auch im modernen Pflanzenschutz Beachtung finden: Abschreckungsmittel, Baumpflege, Bewässerung, Bodenbeurteilung nach der Pflanzendecke, Bodenlockerung, Bodensterilisation, Düngemittel, Entwässerung, Erstickungsmittel, Feldschutz (Wächterhäuschen), Getreidegruben, Gründüngung, Haushaltungsschädlinge, Innere Therapie, Klebegürtel, Kronenauslichtung bei Obstbäumen, Lagerschädlinge, Lockmittel (Köder), Materialschädlinge, Nützlinge, Obstbaumschutz (Gesetze, Vorschriften), Obstgruben, Obstkammern, Phänologie, Räuchermittel, Reizmittel, Rindenreinigung, Saatbeize, Samenreinigung, Schattenwirkung, Schröpfen, Speicherschädlinge, Spritzmittel, Streumittel, Tierfallen, Unkrautbekämpfung, Vogelscheuchen, Vorratsschädlinge, Witterungseinflüsse, Wurzelschutz, Wundenbehandlung.

Der dritte der großen römischen landwirtschaftlichen Schriftsteller ist Lucius Junius Moderatus Columella. Er war geboren in Gades in Spanien, war selbst Landwirt und starb zu Tarent. Sein Werk „De re rustica" in 12 Büchern entstand um das Jahr 62. Es stellt eines der besten landwirtschaftlichen Bücher

[1]) Plinius, C., Secundus, Naturgeschichte 11, 28. 14, 3. 17, 37; 2—6. 17, 47. 18, 44. 69; 5. 18, 70; 78—87.

[2]) ebd. 17, 37; 4. 7. [3]) ebd. 8, 76. 17, 37; 6. 9. 17, 47. [4]) ebd. 17, 45. [5]) ebd. 17, 47. 19, 36.

dar, das hier und da auch einige Angaben enthält, die hierher gehören, doch sind diese meist durch frühere Autoren bereits bekannt. Im 11. Buche findet sich eine Zusammenstellung der Arbeiten in den einzelnen Monaten.

100—500. — Claudius Aelianus gehörte zu den römischen Schriftstellern, schrieb aber in griechischer Sprache. Er war geboren um 160 zu Praeneste in Latium und starb im Jahre 240. Von ihm sind erhalten „Tiergeschichten" in 17 Büchern, die eine große Anzahl mehr zur Unterhaltung geschriebene Abhandlungen bringen. Erwähnt sei: die Ägypter erwehren sich der Mäuse durch Fallen, Mauerwerk und Gräben, in denen sie Feuer anlegen.[1]) Die Stelle, an der es heißt, daß Polypen und Osmylen aus dem Meere kommen, an den Obstbäumen hinaufkriechen und diese plündern, mutet fast an, als hätte Aelian von den Krebsen *(Birgus latro)*, welche die Kokosnüsse von den Palmen herunterholen und verzehren, eine unklare Kunde erhalten.[2]) Im Talmud, der jüdischen Gesetzeslehre, die in der Zeit vom 2. bis 6. Jahrhundert entstanden ist, findet sich eine ganze Anzahl Aufzeichnungen über schädliche Insekten, über die einiges bei Bodenheimer wiedergegeben wurde.[3]) Der Kirchenvater Basilius der Große, geb. 329 zu Caesarea, gest. 379 ebenda, muß hier erwähnt werden, da in seinen Schriften eine Krankheit des Weizens Erwähnung findet, die auf Mutterkorn gedeutet werden kann.[4]) Der letzte der vier römischen Schriftsteller, welche die Landwirtschaft behandeln, ist Rutilius Taurus Aemilianus Palladius, der um die Mitte des 4. Jahrhunderts lebte und sein Werk „De re rustica" um 410 schrieb.[5]) Dasselbe behandelt den Stoff, nach Monaten geordnet, in 14 Büchern. Es enthält vieles, was bereits von den Vorgängern Cato, Varro und Columella gesagt wurde. Auffallend ist die große Menge von abergläubischen Angaben. Einige Proben brauchbarerer Anwendungsweisen mögen genügen: gegen die Feldmäuse stecke man Rosenlorbeer *(Rhododaphne)* in die Gänge; der Maulwurf wird ausgeräuchert, indem man Walnüsse durch eine kleine Öffnung aushöhlt, mit Spreu, Wachs und Schwefel füllt, alle Ausgänge seiner Wühltätigkeit bis auf einen verschließt und dort die vorbereitete Nuß angezündet einführt. Erdflöhe vertreibt man durch Bespritzen mit scharfem Essig, den man mit Bilsenkrautsaft vermischt hat. Raupen in den Stämmen der Obstbäume werden leicht mit einem eisernen Nagel entfernt.[6]) Der Hl. Theodosius, der um die Mitte des 5. Jahrhunderts lebte, befahl in einer Predigt den Heuschrecken als „Knechten Gottes", daß sie sich nicht an dem Gute der Armen vergehen sollen. Daß selbst in späterer Zeit öfters gerade gegen die Heuschrecken von seiten der Kirche sogar der Exorzismus anzuwenden versucht wurde und daß man sie vor geistliche und weltliche Gerichte lud, sei hier nur erwähnt.

---

[1]) Claud. Aelianus, Tiergeschichten (F. Jacobs). Stuttgart 1839; 6, 41.

[2]) Claud. Aelianus, Tiergeschichten 9, 45 (vgl. Preuß, P., Über Schädlinge der Kokospalme. Der Tropenpflanzer, 15, 1911, 66—67).

[3]) Bodenheimer, F. S., Materialien zur Geschichte der Entomologie 1, 41ff.

[4]) Meyer, E. H. F., Gesch. d. Botanik 2, 283.

[5]) Sirch, M., Die Quellen des Palladius. Programm des Kgl. hum. Gym. Freising, 1904, 7.

[6]) Palladius, R. T. A., De re rustica (ed. J. M. Gesner), Mannheim 1781, L. I, Tit. 35. L. IV. t. 10.

500—1000. — In dieser Zeit herrschte viel Wunderglaube. Gregor von Tours (540—594) schreibt, daß Paris so lange von Ratten verschont blieb, bis man unter einer Brücke ein dort vergrabenes ehernes Bild einer Ratte entfernte, das man früher dort angebracht hatte, um sie zu bannen. Kaum war es weg, so begann die Rattenplage aufs neue.[1]) Bei den Völkern des Islams galten als Gegenmittel gegen die Heuschrecken Gebete des Propheten Mohammed (571—630). Man schrieb dieselben auf Papier, steckte diese Blätter auf Stangen und stellte sie im Felde auf.[2]) Ein Quellenwerk für das spätere Mittelalter war des Isidorus Hispalensis „Origines sive Etymologiae". Der Verfasser war vielleicht in Cartagena geboren, widmete sich dem geistlichen Stande, war 591 Bischof von Sevilla und starb ebenda im Jahre 636. Sein Buch stellt eine Enzyklopädie dar, welche alles umfaßte, Himmel und Erde, Mineral-, Pflanzen-, Tierreich usw. Das Gesamtwerk besteht aus 20 Büchern, von denen in Buch 12 von den Insekten, in Buch 17 vom Landbau und den Pflanzen gehandelt wird. Im großen Ganzen haben wir Wiedergaben aus Plinius vor uns. Es seien erwähnt: Bibionen *(= Drosophila sp.)*, die aus Wein entstehen; Scinifes (= Culiciden), welche die dritte ägyptische Plage (Mos. 2, 8) verursachten; Tarmus (*Dermestes*-Larven), die aus Speck entstehen; Kaninchen, die in Spanien mit Frettchen gejagt werden, denen man Maulkörbe anlegte, und Zikaden *(Aprophora sp.)*, die aus dem Kukuksspeichel stammten.[3]) Der griechische Schriftsteller Theophylaktos Simokattes, der um 600—650 lebte, berichtete über große Feldschäden durch Kraniche.[4]) Rhabanus Maurus, geb. um 776, lebte in Fulda und starb 856 als Bischof in Mainz. Er schrieb „De Universo", ein Werk, das sich eng an Isidorus anlehnt und deshalb hier nur erwähnt sei. In Sachsners „Kaiser Chronik" finden sich Angaben über das Auftreten von Heuschreckenschwärmen in den Jahren 855, 864, 872, 873, 874 und 876.[5]) Um dieses Gebiet nicht weiter auszudehnen, sei auf die umfangreiche Zusammenstellung bei Bodenheimer[6]) verwiesen. Der im Jahre 874 in Brixen in Italien niedergefallene Blutregen dürfte auf ein Massenauftreten von *Aporia crataegi*, den Baumweißling zurückzuführen sein.[7]) Der Perser Abu H'anifa ad-Dainuri, er starb 895, schrieb unter anderem ein Buch über die Pflanzen, das nur durch Zitate in anderen Schriftstellern bekannt wurde. Er nennt einen Schädling *as-surfa*, der an den Blättern von Bäumen frißt, im Holze bohrt und sich ein Gehäuse aus Holzstückchen baut. Bodenheimer[8]) vermutet *Amicta quadrangularis* oder eine verwandte Art. Weiter nennt derselbe Autor ein kleines, buntes Tier *al-asru, al-usru, al-jasru, al-jusru*, das am Gemüse Schaden anrichtete und vielleicht auf *Pieris sp.* gedeutet werden kann. Erwähnt sei noch für das 9. Jahrhundert Walafridus Strabo, der bei

---

[1]) Stemplinger, E., Antiker Aberglaube 1922, 88.

[2]) Bodenheimer, F. S., Materialien zur Geschichte der Entomologie 2, 457.

[3]) ebd. 1, 118. Keller, O., Die antike Tierwelt 1, 163. Meyer, E. H. T., Gesch. d. Botanik 2, 389.

[4]) Keller, O., Die antike Tierwelt 2, 186.

[5]) Schuster, L., Aus alten Chroniken. Der zool. Garten 44, 1903, 121. 156.

[6]) Bodenheimer, F. S., Materialien zur Geschichte der Entomologie 2, 26ff.

[7]) ebd. 2, 225. [8]) ebd. 1, 149.

Bearbeitung des Landes empfiehlt, die Nesseln zu entfernen, die Lager der Maulwürfe zu zerstören und die Regenwürmer dabei an das Tageslicht zu befördern.[1]) In den Jahren 912—919 sammelte Cassius Bassus auf Befehl Kaiser Konstantins VII. Porphyrogenetos (905—959) aus griechischen Quellen, nach Sirch[2]) hauptsächlich nach Anatolius und Didymus, die wieder auf früheren Werken beruhten, das umfangreiche, „Geoponika" bezeichnete landwirtschaftliche Werk, welches jahrhundertelang in Gebrauch war und mehrere Auflagen erlebte. Das Buch enthält gegen die altrömischen landwirtschaftlichen Schriftsteller kaum etwas Neues, bringt Angaben über Wetterkunde, Weinbau, Ölbaum, Obst, Gemüse, Zierpflanzen, einen Abschnitt „Von Heuschrecken, Käfern und Ungeziefer" nebst zahlreichen Angaben über die Haustiere und ihre Pflege. Im Jahre 1539 erschien zu Basel eine lateinische Ausgabe: „Geoponika sive de re rustica selectorum libri XX" und ohne Jahr, wahrscheinlich 1551 (oder 1536) eine deutsche Übersetzung: „Der *veldbaw* oder das Buch von der *veldarbeyt* ... Alles zuvor vor tausend jaren von dem Christlichen Keyser Constantino dem vierdten (!) in Griechischer sprach beschrieben und nachmals durch D. Michael Herrn in teutsche sprach erstmals verdolmetschet."[3]) Einige Beispiele mögen genügen: „Das keine Rauppen an die kreutter oder an die beum kommen. Nim Räben äsch, leg sie drey tag in wasser, vnnd bespreng darnach die kreutter damit. Oder nimm Judenleym (= Bitumen, Asphalt) vnd lebendigten Schwebel, bereuch die Kreutter oder beum damit, so bleibet kein Raup daran (nach der deutschen Ausgabe von 1567 p. 168)." In ähnlicher Weise handelt das ganze Buch.

1000—1100. — Das Jahr 1028 muß besonders reich an Schädlingen gewesen sein. In des W. Hagecii Böhmischer Chronik (gedruckt 1718) findet man: Im Böhmerlande fielen im Frühjahr fast alle Tage finstere Nebel ein, darum in den Fasten großer Gestank erfolgte, und kurtz nach Ostern, die Raupen, Heuschrecken und Molkendiebe (Kohlweißlinge) oder Zweyfalter dermassen gemein wurden, daß die Raupen alles Laub an den Obstbäumen und in den Wäldern, und die Heuschrecken alles Gras und andere Kräuter in den Gärten gefressen haben.[4]) Zwischen 1030 und 1105 schrieb Raschi (Rabbi Schlomo Jizchaki) seinen Kommentar zum Talmud. Von den dort genannten Schädlingen nenne ich nach Bodenheimer[5]): *Cozons* = Bruchiden in Linse und Erbse, *Haneton* = Maikäfer, *Muscheilonim* = *Drosophila*, *Tinia* = Kleidermotte und *Ziela* = Kohlweißlingsraupe.[4]) 1032 verdarben die Heuschrecken in Armenien alle Früchte und Bäume (nach Sachseners Keyser Chronik, gedruckt 1615).[6]) 1091 zogen Heuschrecken, „fremdartiges Gewürm", ziemlich niedrig über dem Boden, und zwar in solchen Mengen, daß die Sonne verdunkelt wurde.[7])

---

[1]) Hortulus Walafridi Strabi (J. Berendes), Pharmazeut. Post 1908, Sep. Abz. S. 17.

[2]) Sirch, M., Die Quellen d. Palladius. Programm d. Kgl. hum. Gym. Freising 1904, 30—32.

[3]) Güntz, M., Handbuch der Landwirtschaftlichen Literatur. Leipzig 1897, T. 1, S. 53—55.

[4]) Schuster, L., Aus alten Chroniken. Der zool. Garten 44, 1903, 119. 120 u. an anderen Orten.

[5]) Bodenheimer, F. S., Materialien zur Geschichte der Entomologie 1, 122.

[6]) Schuster, L., Aus alten Chroniken. Der zool. Garten 44, 1903, 156.

[7]) Wimmer, J., Geschichte des deutschen Bodens, 1905, 434.

1100—1200. — Zur Zeit des Hl. Bernhard (1091—1153) herrschte eine Mückenplage. Die Tiere wurden mit dem Bannfluche belegt, fielen haufenweise herab und mußten mit Schaufeln fortgeschafft werden.[1]) — Die Hl. Hildegard, geb. 1098 zu Bechelheim an der Nahe, gest. 1179 zu Bingen, war Äbtissin zu St. Rupert ebenda. Sie verfaßte außer anderen Büchern ein naturwissenschaftliches Werk in lateinischer Sprache[2]), in dem sie die Tiere und Pflanzen vom medizinischen Standpunkte aus behandelt. Das Werk ist für hier nur insofern von Wichtigkeit, als bei einer Anzahl Tiere und Pflanzen, die als Schädlinge anzusehen sind, meist die damals gebräuchlichen deutschen Namen angeführt werden. Als schädlich hervorgehoben wird nichts, auch Bekämpfungsmethoden werden nicht angeführt. Zur Probe seien genannt: *Biberus* = Biber, *Mugga* = Mücke, *Hamestra* = Hamster, *Humbelim* = Hummel, *Ulwirm* = Regenwurm, *Wespa* = Wespe, Erdpfeffer = ? *Polygonum hydropiper*, *Gith* und *Githerut* = *Agrostemma Githago*, *Razela* = *Polygonum persicaria*, *Wichim* = Wicken usw. Da sich von hier an die Insektenprozesse häufen, in denen schädliche Tiere von der Kirche entweder mit dem Fluche belegt, wie oben angeführt, oder direkt vor ein Gericht geladen wurden, eine die Zeiten charakterisierende Auffassung, die sich bis in den Anfang des 19. Jahrhunderts verfolgen läßt, so sei auf die umfassende Arbeit von Schenkling-Prévot[3]) verwiesen. Meist handelte es sich um Tiere, die in Massen auftraten, wie Maikäfer, Heuschrecken und Raupen, um dann wieder ebenso schnell zu verschwinden. Die Priester, welche ihren Vorteil daraus zu ziehen verstanden, wußten dies und richteten die Ausführung der Exkommunikation so ein, daß das Verschwinden kurz darauf bevorstand, die Sache also meist wirksam erschien. Im Jahre 1146 herrschte starke Kälte, Mitte Mai erfroren alle Bäume und Feldfrüchte. Zwecks weiterer Orientierung ähnlicher Vorkommnisse sei auf die Arbeit „Strenge und milde Winter" verwiesen.[4]) Einige Worte müssen über das der „Geoponika" ähnliche Werk über die Nabatäische Landwirtschaft gesagt werden. Man glaubt, daß es im 5. und 6. vorchristlichen Jahrhundert in der Gegend von Babylon entstand und im 1. Jahrhundert nach Christus von Qutsami gesammelt wurde. Um 904 wurde dieses Werk von Abu Bakr Ibn Wah'aschidt (Ibn Wahschija) in die arabische Sprache übersetzt. Alles ist verloren gegangen und nur durch das Buch „Über die Landwirtschaft" des Ibn al-Awwam, der um 1150 in Spanien lebte, bekannt, der umfangreiche Auszüge daraus verwendet hat. Was hier also angeführt wird, beruht auf uralten, wohl kaum festzustellenden Quellen. Ibn al-Awwam bringt einen Abschnitt über Therapie der Bäume und einen über Schutzmittel gegen Pflanzenkrankheiten und schädliche Tiere. Bei Meyer[5]) findet man die beschriebenen Pflanzen kurz angeführt. Für die hier

[1]) Stemplinger, E., Antiker Aberglaube, 1922, 21.

[2]) Reuß, F. A., De libris Physici S. Hildegardis commentatio Historico-Medica. Würzburg 1835.

[3]) Schenkling-Prévot, Insektenprozesse. Illustr. Wochenschr. f. Entomol. 2, 1897, 407—413.

[4]) Strenge und milde Winter in alten Zeiten. Jahrbuch der Gesellsch. f. Geschichte und Literatur d. Landwirtschaft 30, 1931, 8.

[5]) Meyer, E. H. F., Gesch. d. Botanik 3, 60ff.

gedachten Zwecke kommen fast ausschließlich Angaben in Betracht, bei denen es sich darum handelt, ob die Pflanze oder deren Asche sich als Dünger eignet und auf diese Weise bodenverbessernd wirkt. Außerdem sei erwähnt: *Baszal alfa* = Meerzwiebel, Rattenzwiebel; *Onszal* = Zwiebel gegen schädliche Insekten; *H'arf* = *Lepidium sativum*, seine Aussaat verbessert den Boden; *mosubarah* = *Euphorbia*, ihre Nähe tötet den Weinstock.[1]) Ameisen und Heuschrecken werden vertrieben, wenn man sie mit Tieren derselben Art beräuchert. *Bakarad* ist eine Krankheit der Pfirsich- und Pflaumenbäume, die Blätter schrumpfen ein und kräuseln sich. Als Ursache werden Ameisen und zu starke Düngung vermutet, während es sich höchstwahrscheinlich um das Vorhandensein von *Taphrina sp.* gehandelt haben dürfte. Am Feigenbaum die Würmer zu vertreiben, schneide man in die Rinde Kerben mit einem goldenen Instrument und dazwischen Bilder der Würmer. Fruchtbäume schützt man vor Vögeln durch Aufhängen von Knoblauchbündeln, die auf jeder Seite mit zerriebenem Knoblauch bestrichen sein sollen. Um Gemüse von Schädlingen freizuhalten, lasse man die Samen 24 Stunden zusammen mit Kapern in Wasser auslaugen. Gegen Heuschrecken und andere kleine Erdinsekten umpflanze man die Felder auf drei Seiten mit Senf. Sie sterben von dem Geruch. Kohlpflanzen werden gegen schädliche Tiere aller Art durch Räuchern mit Stroh geschützt. Will man das Obst gegen Vögel und Wespen und die Bäume und das Getreide gegen Insekten und Beschädigungen durch das Vieh schützen, so pulverisiere man gleiche Mengen Schilfrohr samt den Wurzeln und Wurzeln des Kapernstrauches, mische dies mit der gleichen Menge Erde von einem Friedhof und knete die Masse mit Kamelhaaren. Daraus bilde man Figuren von Vögeln mit ausgebreiteten Flügeln und lasse sie an der Sonne trocknen. Dann stelle man sie in Form eines Kreuzes auf Stangen und stelle diese überall auf Feldern, Gärten, Bäumen und in Weinbergen auf. Durch diese Talismane sollen die Schädiger abgehalten werden.[2]) Diese Proben mögen genügen. Aus dem Jahre 1187 sind nach damaligem Gesetz in Deutschland Strafen gegen Baumfrevel bekannt. Wer Obst- oder Weingärten zerstörte, verlor seine rechte Hand und wurde wie ein Brandstifter geächtet und verbrannt.[3]) Aus dem Jahre 1200 wird im Britischen Museum eine Handschrift aufbewahrt, in der Igel sich auf Äpfeln wälzend und diese forttragend als Obstschädlinge abgebildet sind (siehe Bd. 5 dieses Handbuches, 1932, S. 849).

1200—1300. — Der größte Gelehrte auf naturwissenschaftlichem Gebiete jener Zeit war Albertus Magnus, Graf von Bollstädt, geboren um 1193 zu Lauingen in Schwaben. Er trat früh in den Dominikaner-Orden ein und erhielt seine erste Ausbildung in Köln. Von 1230 an war er in verschiedenen Klöstern tätig und weilte von 1243—1260 wieder in Köln. 1260 wurde er Bischof in Regensburg, 1262 kehrte er nach Köln zurück und starb daselbst 1280. Von seinen Werken, die in vielen Auflagen in lateinischer und deutscher Sprache erschienen, seien hier erwähnt: „De animalibus", das zwischen 1255 und 1270 geschrieben wurde,

---

[1]) Meyer, E. H. F., Gesch. d. Botanik 3, 55. 67. 79. 86. 264.
[2]) Bodenheimer, F. S., Materialien zur Geschichte der Entomologie 1, 153—156.
[3]) Anton, C. G., Geschichte d. deutschen Landwirtschaft. Görlitz 1799—1802. 3. 425.

und: „De vegetabilibus". Er war im Mittelalter der Hauptlehrer der aristotelischen Philosophie. Über Albertus Magnus existiert eine umfangreiche Literatur. Hier können nur nach Bodenheimer[1]), Fischer[2]) und Meyer[3]) einige Proben aus seinen Werken angeführt werden, die sich auf Schädlinge und Pflanzenkrankheiten oder deren Vermeidung beziehen. Die allermeisten Angaben in dieser Hinsicht wurden den alten Schriftstellern entnommen. Für den Obstbau beachtenswert sind: „Das Baumfeld soll an der Oberfläche trocken, in der Region der Wurzeln aber feucht sein. Großwüchsige Kräuter, die mit ihren Wurzeln tief in die Erde dringen, nehmen den Bäumen die Nahrung weg, weil sie weichere Wurzeln als die Bäume haben und deshalb die Nahrung viel schneller an sich ziehen. Man muß sie deshalb ausreißen. Unter Obstbäumen lasse man höchstens ganz dünnes Gras wachsen, welches aus der Oberfläche aber nicht aus der Tiefe der Baumwurzeln seine Nahrung entnimmt. Am meisten aber schadet dem Baumfelde das Aufkommen der Raupen, das sind „lange Würmer, welche die Blätter fressen und was von Kraft darin ist. Man muß im Januar, bevor sie auskriechen, die Eier derselben von den Baumzweiglein herabnehmen und im Feuer verbrennen, da sie durch Zertreten und Zerstampfen kaum völlig vernichtet werden können, wohl aber durch das Feuer." Dasselbe gilt für alle Würmer und durch sie bedingte Schäden, wo solche immer im Boden oder an den Ästen auftreten. Die Wicken sind empfindlich gegen kalten Tau und werden zur Gründüngung verwendet. Damit die Kohlgewächse keine schädlichen Tiere hervorbringen, muß man Minze besonders zwischen die Kohlköpfe pflanzen.[4]) Von schädlichen Pflanzen werden *Cuscuta* und *Viscum* gut beschrieben, *Usnea* läßt sich nach den Angaben vermuten.[5]) Von den schädigenden Tieren, die bei Albertus vorkommen, können teils sicher erkannt teils vermutet werden: *Agrotis segetum* = *Eruca* an Gartengewächsen; Ameisen; ? *Anobium fagi* = *Teredo*, Holzwurm, in welchem Falle der ganzen Beschreibung nach nicht an die sonst übliche Bedeutung des Wortes = Bohrmuschel gedacht werden kann; *Aporia Crataegi* = lange Würmer an den Obstbäumen; *Aphrophora spumaria;* ? *Carpocapsa pomonella* = wurmstichige Äpfel; *Cnethocampa processionea* = *Eruca*, d. h. Raupe, welche ihr Gespinst in den Astgabeln der Eiche oder anderen Laubbäumen anbringt; *Cossus ligniperda* = hochrote Würmer im Marke des Speierlings; ? *Calosoma sycophanta* = *Spoliator colubri;* Erdflöhe = *terrae pulices*, die an Kräutern fressen, wenn diese gerade aus den Samen schießen; Floh, Bespritzen des Hauses mit Koloquinten- oder Rubus-Abkochung; *Gryllus domestica* oder *G. campestris* = *Cicada;* Heuschrecken = *Adlacta*, Feld-Heuschrecken und *Blucus* = Wander-Heuschrecken; ? Kohlweißling = *Eruca*, Raupen, welche Gartengewächse allgemein beschädigen; Maikäfer = Erdwürmer (Engerlinge); Maulwurf; Mücken; ? *Ptinus fur L.* = der Wurm, welcher Veilchenwurzel, *Radix Ireos*, durchbohrt; Regenwurm; ? *Rhynchites sp.* = Wurm des Birnbaums; ? *Tipula oleracea* = Erdwürmer; ? *Tortrix funebrana* an Pflaumen;

[1]) Bodenheimer, F. S., Materialien zur Geschichte d. Entomologie 1, 170ff.
[2]) Fischer, H., Mittelalterliche Pflanzenkunde, München 1929, 42ff. 157ff.
[3]) Meyer, E. H. F., Gesch. d. Botanik 4, 9ff.
[4]) Fischer, H., Mittelalterl. Pflanzenkunde, 1929, 166. 168. 174. 177.
[5]) Meyer, E. H. F., Gesch. d. Botanik 4, 60.

Wespen sollen mit Olivenöl abgetötet werden.[1]) Das mehr für die Drogenkunde wichtige Werk des Ibn al-Baithar, geb. 1197 zu Malaga, gest. 1248 zu Damaskus, bringt die Namen und Verwendungsweisen einiger auch als Schädlinge anzusehender Insekten. Ich füge dieselben nach Bodenheimer[2]) mit den arabischen Bezeichnungen an: Fliege = *dhubab;* Gemüseraupe = *dud al-baql;* Grille = *sarsar;* Kantharide = *dhararih;* Kermes-Schildlaus = *qirmiz;* Schabe = *banat wardan;* Wanze = *fasafis;* Zikade = *zir.*[3]) Wertvoll sind die Vogelschutzgesetze aus den Jahren 1210—1220: „Wenn jemand durch Lockpfiff oder auf eine andere Weise den Vogel fängt, der gemeiniglich Meise genannt wird, der soll des Bannes schuldig sein" und „Wenn ein Vogelsteller diesen Wald betritt, so soll er für keine Art Vögel (Strafe) zahlen, wenn er nicht eine Meise fängt, die Bannmeise heißt, und für die soll er 60 Soldi zahlen, wie für einen Hirsch.[4]) Zur Zeit des Thomas von Aquino 1225—1274 war man der Meinung, daß die Pflanzenwelt schädigende Regen und Winde von Dämonen hervorgerufen wurden.[5]) Seine Zeit weit überholend folgt nun Petrus de Crescentiis. Er war 1230 in Bologna geboren, war meist als Beamter hauptsächlich im Dienste seiner Vaterstadt beschäftigt, machte ausgedehnte Reisen durch Italien und zog sich um 1300 aufs Land zurück. Um 1304—1309 ist dort sein Werk entstanden. 1310 ist er in Bologna als Senator gestorben. Sein Buch: „Ruralium commodorum libri XII" ist zum ersten Male 1471 erschienen und stellt das erste gedruckte landwirtschaftliche Werk dar und gleichzeitig das Muster und den Vorläufer der sogenannten Hausväterliteratur. Es existieren italienische, lateinische, französische und deutsche Ausgaben. Von letzteren lag mir die in Straßburg im Jahre 1602 bei Lazarus Zetzner gedruckte „New Feldt vnd Ackerbaw" vor. Das Buch ist besonders in botanischer Hinsicht und ferner in bezug auf seinen landwirtschaftlichen Inhalt von hohem Wert, wenn es sich auch in vielen Stücken an die alten Vorbilder Plinius, Columella und Palladius anlehnt. Beachtenswert sind die altitalienischen Namen, die in vielen Fällen beigefügt sind. Die Angaben über Schädlinge und ihre Bekämpfung stimmen fast genau mit den römischen Quellen überein, die meist in genügender Weise angegeben werden. Ich beschränke mich, nach Bodenheimer (1, 185, 186) einige Belege anzuführen: Gegen Ameisen bestreiche man die Obstbäume mit Vogelleim, oder man lege eine in Öl getauchte Seidenschnur darum, auch Woll- oder Leinenlappen, und Heu- oder Strohseile binde man am Stamme fest, jedoch so, daß der nach unten gerichtete Teil locker auseinanderhängt. Diese lasse man von Kindern ablesen. Kleine Würmchen am Weinstock, die in der Gegend von Bologna Taradosi genannt werden, durchbohren die jungen Trauben und werden

[1]) Bodenheimer, F. S., Materialien zur Geschichte der Entomologie 1, 174 und Böhner, K., Schädliche Raupen u. Larven in d. Gesch. Der Sonntags-Kurier, Nürnberg 17. 9. 1922.

[2]) Bodenheimer, F. S., Materialien zur Geschichte der Entomologie 1, 150—151.

[3]) Leclerc, L., Traité des Simples par Ibn el Baithar. 3. Vol. Paris 1878. 1881. 1883. — Sontheimer, J. v., Große Zusammenstellung über die Kräfte der bekannten Heil- und Nahrungsmittel ... 2 Bde. Stuttgart 1840 und 1842.

[4]) Ehlers, K., Meisenschutzgesetze aus dem 13., 14. und 15. Jahrhundert, Kosmos, Stuttgart 1924, 203—205.

[5]) Stemplinger, E., Antiker Aberglaube 1922, 20 nach Thomas de Aquino, Summa Theologiae 1, 80, 2.

auf *Byctiscus betulae* gedeutet. Im Jahre 1233 herrschte („bey Feisingen") eine große Mäuseplage, alle Früchte wurden abgenagt und die Leute aus den Häusern getrieben.[1]) Marco Polo (1256—1323) berichtet in seinen Reisen gelegentlich eines Besuches in Xantu in der Mongolei, daß die tibetanischen Priester bei Gelegenheit der Festtage ihrem Herrn melden, daß die Götter außer anderen Übeln „Brand in das Korn" schicken werden, wenn ihnen nicht bestimmte Opfer gewährt würden.[2]) In der Enzyklopädie des Bartholomäus Anglicus, der etwa um 1260 lebte und die den Titel „De proprietatibus rerum" führt, finden sich einige Angaben über schädliche Insekten: „Schmetterlinge sind kleine Vögelchen, die zahlreich an Äpfeln sind" wird auf *Carpocapsa* gedeutet; „Heuschrecken haben Beine so lang wie ein Lanzenschaft. Sie haben keinen König und wandern doch in geordneten Zügen"; die Kleidermotte „entsteht aus der Zersetzung der Kleider, wenn diese zu lange dicker Luft ohne Wind ausgesetzt werden".[3]) Das in den Jahren 1273—1283 entstandene süddeutsche Rechtsbuch, der Schwabenspiegel, setzt hohe Strafen auf das Fällen veredelter Obstbäume in fremden Gärten, wobei außer dem Ersatz der Bäume auch der zwölffache Jahresbetrag vergütet werden mußte.[4]) 1277 war eine Mäuseplage, nach Christian Wurstisens Baseler Chronik fraßen sie die Frucht bis auf ein Drittel ab.[5]) Aus des arabischen Kosmographen Kaswinis Denkwürdigkeiten der Schöpfung und die Geschöpfe, deren Entstehung in die Zeit vor 1283, dem Todesjahre des Verfassers, zu legen ist, werden eine ganze Anzahl schädlicher Tiere genannt. Bei den Heuschrecken heißt es, wenn sie kommen, verstecken sich die Menschen, denn wenn sie keine Menschen zu sehen bekommen, lassen sie sich nicht nieder. Vertrieben werden sie durch einen Rauch, den man durch Verbrennen von Tieren der gleichen Art herstellt. Vom Kohl wird ebenda erwähnt, daß sich in ihm ein roter Wurm = *usru* fände.[6])

1300—1400. — Der Araber al-Nuwairi, 1306—1332, bringt, schöpfend aus Ibn Wahschija (vgl. Nabatäische Landwirtschaft), interessante Angaben über die Bekämpfung des Unkrautes, auf die hier nur hingewiesen werden kann.[7]) Eines der volkstümlichsten Bücher des Mittelalters war das „Buch der Natur" von Konrad von Megenberg. Derselbe war geboren um 1309 auf dem Schlosse zu Megenberg, studierte in Erfurt und Paris, 1337—41 war er in Wien und von 1342 an in Regensburg Domherr. Er starb 1374. Sein Werk entstand im Jahre 1349 und stellt eine freie deutsche Übersetzung des „Liber de natura rerum" des Thomas von Cantimpré (geb. 1201 zu Brüssel, gest. 1263 oder 1293) dar. Es ist die erste Naturgeschichte in deutscher Sprache und wurde 1475 bei Hans Bämler in Augsburg gedruckt, erlebte bis 1499 sechs Auflagen und

[1]) Schuster, L., Aus alten Chroniken. Der zool. Garten 44, 1903, 156.

[2]) Lemke, H., Die Reisen des Venezianers Marco Polo im 13. Jahrhundert. 1908. S. 203.

[3]) Bodenheimer, F. S., Materialien zur Geschichte der Entomologie 1, 181.

[4]) Zahn, F. P., Deutschlands Obstbau und Produktion. Veröffentl. d. Gärtnerlehranst. f. d. Prov. Ostpreußen, Papiau 1927, 7.

[5]) Schuster, L., Aus alten Chroniken. Der zool. Garten 44, 1903, 118.

[6]) Bodenheimer, F. S., Materialien zur Geschichte der Entomologie 1, 159. 161.

[7]) Wiedemann, E., Über den Abschnitt über die Pflanzen bei Nuwairî. Sitzungsber. d. Physik.-Medizinisch. Sozietät in Erlangen, 48, 1916, 159—160.

kam 1866 im Urtext[1]) und später[2]) in hochdeutscher Übersetzung heraus. Neues oder eigene Beobachtungen sind in dem Werke kaum zu finden. Eingeteilt ist es in acht Abschnitte und handelt vom Menschen, dem Himmel, den Tieren, Bäumen, Kräutern, Edelsteinen und „wunderlichen Brunnen". Aus dem Jahre 1337 berichtet es über einen Heuschreckenzug, der von Ungarn durch Österreich und Bayern bis zum Main und Rhein kam, durch den viel Getreide auf den Feldern verdarb.[3]) Die Abschnitte, in denen, wenn auch nach alten Vorbildern, Angaben über Schädlinge vorkommen, sind: „Von den Baumwürmern", Krautwurm, Ameisen, Erdschnecken, Heuschrecken, Mücken, Floh, Laus, Holzwurm, Schaben, Speckmaden, Wespen usw. Aus vielem hebe ich, um die Sprache zu zeigen, noch heraus: „Squilla haizt mäuszwival, dar umb, daz daz kraut die mäus toetet." Falsch ist „ze latein cepa maris, daz spricht merzwival, ez schol sprechen cepa muris, daz spricht mäuszwival". Recht zahlreich sind im 14. Jahrhundert die Angaben über Schäden durch Heuschrecken. 1336 ein Zug aus Ungarn und Polen[4]), 1338 Beobachtungen vom Eichsfeld, aus Franken, dem Harz und Sachsen[5]), Krain; bei Frankfurt a. Main[6]); aus Bayern, Österreich, Schwaben und Ungarn[7]); aus Tirol[8]); 1339 zahlte man in Bozen Prämien für die Vernichtung[9]), derselbe Zug in Krain[10]); 1340 in Augsburg; 1355 allgemein in Deutschland[11]); 1363 ebenso wie 1355[12]). Weiter kam in diesem Jahrhundert häufige Belegung schädlicher Insekten durch den Kirchenbann vor, so der Heuschrecken und Erdwürmer *(? Tipula)* durch die Bischöfe von Chur und Lausanne[13]); 1320 Prozeß gegen die Maikäfer vor dem geistlichen Gericht zu Avignon; 1338 Verweisung der Heuschrecken durch die Pfarrer in Bozen und in Kaltharen.[14]) Weiter sind Vogelschutzgesetze bekannt: 1324 „Wer eine kolemeise fienge mit *limen* (Leimruten) oder mit slagegarn (Netzen), der sal unserme herrn geben eine halbe henne mit sieben hünkeln (Hühnchen) und hait zwo mark verbrochen zu frevel." 1338 „Wer da fehet ein bermeisen, der soll geben eine koppechte (? schwarze) hennen und 12 hünkeln und sechzig schilling pfennig und einen helbeling."[15]) Damiri, ein arabischer Gelehrter, war geboren 1349 (? 1341) in Kairo und starb ebenda im Jahre 1391. Er hat

---

[1]) Pfeiffer, F., Das Buch der Natur von Konrad von Megenberg. Stuttgart 1861.
[2]) Schulz, H., Das Buch der Natur von Conrad von Megenberg. Greifswald 1897.
[3]) Pfeiffer, F., Das Buch d. Natur v. Konrad v. Megenberg, Stuttgart 1875.
[4]) Bodenheimer, F. S., Materialien zur Geschichte der Entomologie 2, 37.
[5]) Schuster, L., Aus alten Chroniken. Der zool. Garten 44, 1903, 119. 121. 157.
[6]) v. Lerssner, A. A., Der weitberühmt. Freye Reichs-, Wahl-, und Handelsstadt Franckfurt a. M. Chronica 1706, 1, 50.
[7]) Nördlinger, H., Die kl. Feinde der Landwirtschaft 1869, 522.
[8]) Bodenheimer, F. S., Materialien zur Geschichte der Entomologie 2, 31. [9]) ebd. 2, 30.
[10]) Schuster, L., Aus alten Chroniken. Der zool. Garten 44, 1903, 121. [11]) ebd. 117. 157.
[12]) v. Lerssner, A. A., Der weitberühmt. Freye Reichs-, Wahl-, und Handelsstadt Franckfurt a. M. Chronica 1706, 1, 510.
[13]) Böhner, K., Schädl. Raupen u. Larven in d. Gesch. Der Sonntags-Kurier, Nürnberg 17. 9. 1922.
[14]) Bodenheimer, F. S., Materialien zur Geschichte der Entomologie 1, 239. 240. 2, 30 u. Insektenprozeß 1338. Aus der Heimat 43, 1930, 253.
[15]) Ehlers, K., Meisenschutzgesetze a. d. 13., 14. und 15. Jahrh. Kosmos, Stuttgart 1924, 204.

uns ein naturwissenschaftliches Werk hinterlassen: „ʿhajat al-ʿhajawan" (Leben der Tiere). Es wurde 1858 zum ersten Male in Kairo gedruckt und liegt zum Teil in englischer Übersetzung von A. L. G. Jayakar vor, London 1906—08. Von Schädlingen wären zu nennen: *ad-dhurra* (Kanthariде), ein kleines, fliegendes, rotes Insekt mit roten Punkten, von dem es verschiedene Arten gibt, von denen eine aus dem Weizen entsteht; *al-garad*, die Heuschrecke, zur Bekämpfung wird empfohlen, fromme Sprüche auf Papier zu schreiben, dieses an einem eingeschnittenen Schilfrohr festzuklemmen und im Felde oder den Weinbergen zu verbrennen; *as-sur* Getreide-, Kleidermotte, und *Calandra oryzae*, greift Wolle und Nahrungsmittel an, zur Bekämpfung schreibe man ähnliche Sprüche auf Lorbeerholz und vergrabe dies an einem schattigen Ort; an *Bruchus sp.* ist zu denken bei der Stelle: werden die Bohnen im Keller alt, so verwandeln sie sich in Fliegen. Nur die Schalen bleiben übrig. Zunächst sind Würmer vorhanden, wenn die Fliegen fortgeflogen sind, bleibt in den Schalen ein pulverförmiger Inhalt; *jarqan (Scythris temperatella)*, ein Wurm, der in der Saat lebt und dann zum Falter wird. Die Saat nennt man vom Mehltau befallen.[1]) Aus dem Jahre 1354 berichtet die Klingeberger Chronik über starke Kälte. Bei der Stadt Zürich waren die „reben allenthalben an dem see erfrurent, daß man sie muost usslahen". 1370 meldet dieselbe Chronik wieder von starker Kälte, daß „der win gefror an den Reben".[2]) 1380 herrschte in Böhmen eine Mäuseplage. Die Tiere fraßen im Felde die ausgesäte Saat, an vielen Orten sogar das Gras. Man glaubte, sie wären durch ein Gewitter gekommen.[3])

1400—1500. — Zunächst wieder ein Verbot, die Meisen zu fangen, deren große Nützlichkeit allgemein bekannt zu sein schien. Ein Weistum (Rechtsnachweisung) der Stadt Kreuznach aus der Zeit um 1400 sagt: „Wer ein sterzmeise (Schwanzmeise) fahet, der ist um(b)lieb und guet und in unser herren ungnad(t)."[4]) Der erste Nachweis des Bekanntwerdens des Heu- und Sauerwurms läßt sich aus einer Stelle aus dem Jahre 1420 vermuten: „Der win fulet fast und fand man wise wermelin in den fulen trubelen."[5]) Das Jahr 1443 brachte große Kälte, aus der Schweiz wurde darüber bekannt: „Der zürichsee überfror vnd erfrurent die reben an dem zürichsee gantz, daß kain win ward. Die reben erfrurent och an dem bodensee vnd an andren enden, dass der win des selben jars tür ward."[6]) 1449 und 1450 litten die deutschen Nadelwälder stark unter Raupenfraß: „gewisse grünliche Raupen in jungen Fichtenbeständen". Es kann an Föhreneule, Kiefernspinner und Nonne dabei gedacht werden.[7]) Auf die Übersicht der Waldverheerungen vom Jahre 1449—1799 sei

---

[1]) Bodenheimer, F. S., Materialien zur Geschichte der Entomologie 1. 131. 135. 137. 138. 147.

[2]) Die Klingeberger Chronik (hrsg. von A. Henne von Sargans) 1861, 98. 103.

[3]) Schuster, L., Aus alten Chroniken. Der zool. Garten 44, 1903, 120.

[4]) Ehlers, K., Meisenschutzgesetze aus dem 13., 14. und 15. Jahrhundert, Kosmos, Stuttgart 1924, 203—205.

[5]) Bodenheimer, Über Zeit und Ort der ältesten Heu- und Sauerwurmschäden. Anz. f. Schädlingskunde 2, 1926, 102. Nach F. v. Bassermann-Jordan, Gesch. d. Weinbaues 2, 1923.

[6]) Die Klingeberger Chronik (hrsg. von A. Henne von Sargans) 1861, 223.

[7]) Böhner, K., Schädliche Raupen und Larven in der Geschichte. Der Sonntags-Kurier, Nürnberg 17. 9. 1922.

an dieser Stelle hingewiesen.[1]) 1456 fing es vom 10. Juli an, an einem Stück bis Herbst zu regnen, so daß die Trauben verfaulten.[2]) Etwa im Jahre 1460 entstand das mit prachtvollen Aquarellen ausgestattete Manuskript des Tiercodex des Petrus Candidus (1399—1477). Der Inhalt dieses in der vatikanischen Bibliothek befindlichen Werkes bietet nichts Neues und fußt auf Thomas von Cantimpré und Albertus Magnus. Die Bilder jedoch sind eine Zugabe, etwa 100 Jahre später durch einen unbekannten Künstler, der eigene Beigaben brachte, von denen im Text nicht die Rede ist. Genannt seien: *Brucus = Mantis religiosa; Buprestis* = eine Blattwanze; Heuschrecke; *Opimacus = Gryllotalpa vulgaris; Tarinus* = die Larven von *Dermestes*.[3]) Killermann[4]) hat sich ausführlicher mit diesen ersten Aquarellen schädlicher Insekten befaßt. Abbildungen von solchen auf Gemälden scheinen selten zu sein. Als ich im Jahre 1930 den aus dem 15. Jahrhundert stammenden Gemäldebestand des Germanischen Museums zu Nürnberg einmal von diesem Gesichtspunkte aus betrachtete, fand ich wohl viele Unkräuter, hier und da einige Schmetterlinge, Frosch, Eidechse, Käfer oder Schnecken wiedergegeben, aber nie eine Raupe oder dergleichen, die als Schädiger der abgebildeten Pflanzen aufgefaßt werden konnte. Erinnert sei an Albrecht Dürers (1471—1528) „Madonna mit der Heuschrecke" und seine bekannte Wiedergabe eines Hirschkäfers.[5]) Nach der Bulle vom 22. März 1471 hatte der Papst allein das Recht „*Agnus Dei*" als Talisman abzugeben, der gegen Hagel, Sturm, Gewitter, Krankheit und Zauberei schützen sollte.[6]) Recht zahlreich waren die Heuschreckeneinfälle. Von Angaben finden sich solche: 1473 aus der Donaugegend in Ungarn[7]); 1474 aus Österreich und Ungarn, wo alles abgefressen wurde, aus Krain: es „kam ein großes Heer kleiner hüpffender Gras-, Heu- und Korn-Türcklein, nemlich Heuschrecken: welche nicht Menschen, sondern das liebe Getreide alles weggesebelt"; 1475 aus Böhmen[8]); aus Deutschland, Polen, Rußland und Ungarn[7])[9]); 1477 und 1478 aus Italien, in Venedig war die Folge eine Hungersnot, die 30000 Menschen forderte[7]); 1480 wieder aus Italien[8]); 1481 aus der Schweiz bei Basel, wo sie vor ein geistliches Gericht geladen wurden und trotz Verteidigung durch einen Rechtsvertreter der Freiburger Fakultät in den Bann kamen.[10]) Nicht viel besser erging es den Maikäfern resp. den Engerlingen. Gelegentlich reichlichen Vorkommens und Verursachens großer Schäden im Jahre 1479 in der Gegend von Bern

---

[1]) Krebe, J. F., Übersicht der Waldverheerungsgeschichte von 1449—1799. Forst- und Jagdkalender für 1802. Leipzig, und Ritter, F., Die in Deutschlands Waldungen aufgetretenen schädlichen Insekten. Ztschr. f. angew. Entomologie 14. 1929, 540—583.

[2]) Haas, R., Rheingauer Geschichts- und Wein-Chronik 1854, 7.

[3]) Bodenheimer, F. S., Materialien zur Geschichte der Entomologie 1, 182.

[4]) Killermann, S., Das Tierbuch des Petrus Candidus. Zool. Annal. 6, 1914, 113—122.

[5]) Bodenheimer, F. S., Materialien zur Geschichte der Entomologie 2, 271.

[6]) Stemplinger, E., Antiker Aberglaube 1922, 89.

[7]) Bodenheimer, F. S., Materialien zur Geschichte der Entomologie 2, 43. 37. 41.

[8]) Schuster, Aus alten Chroniken. Der zool. Garten 44, 1903, 120—122. 157.

[9]) Körte, F., Die Strich-, Zug- oder Wanderheuschrecke, Berlin 1828.

[10]) Rudy, H., Die Bekämpfung der Maikäferplagen im Mittelalter. Badisch. Blätter für angewandte Entomologie 2, 1926, 111.

wurden sie von dem Bischof von Lausanne mit dem Banne belegt, doch teilen die Chronisten nicht mit, ob die Sache geholfen hat, wie nach Nördlinger[1]) in S. M. Stettlers Schweizer Chronik mitgeteilt wird.[2]) Wir sind in dem Zeitalter der Entdeckung der Buchdruckerkunst angelangt. Besonders drei umfangreiche naturwissenschaftliche Werke erschienen bald im Druck und trugen nicht wenig zur Verbreitung allgemeiner Kenntnisse bei. Das erste war „Das Buch der Natur" von Konrad von Megenberg, Augsburg 1475, das im 14. Jahrhundert bereits besprochen wurde, das andere der „Hortus sanitatis" der „Garten der Gesundheit" des Joh. von Cuba, der um 1480 als Arzt in Augsburg, dann in Frankfurt lebte. Von diesem Werk gibt es eine große Anzahl von Ausgaben, deutsche, lateinische und Übersetzungen in andere Sprachen. Die erste deutsche Ausgabe ist 1485 bei Peter Schöffer in Mainz erschienen, und von ihr kam ein Faksimiledruck im Jahre 1924 heraus, dem ein ausgezeichneter Überblick über die alten Kräuterbücher von W. L. Schreiber angehängt ist. Endlich als drittes ist das bereits im 13. Jahrhundert erwähnte Buch des Petrus de Crescentiis: Von dem Nutz der Ding die in Aeckern gebuwt werden (Straßburg 1493), zu nennen, welches hiermit das erste in deutscher Sprache gedruckte landwirtschaftliche Spezialwerk darstellt. Mit den genannten Büchern beginnen die Vorgänger der sogenannten Hausväterliteratur, Werke, welche außer der Landwirtschaft meist auch der Tier- und Pflanzenwelt weitgehendes Interesse schenken. Was Schädlinge und Pflanzenkrankheiten anbelangt, so ist in den meisten Fällen das Erbe des Altertums fast wörtlich übernommen. Mit ziemlicher Sicherheit findet man in jedem derartigen Buche beim Wermut die Geschichte, daß man Tinte damit bitter machen kann, um auf diese Art Manuskripte vor Tierfraß zu bewahren, oder einen Hinweis, wie die „alten Meister" Cato, Columella, Varro oder Palladius über diesen oder jenen Gegenstand gedacht haben. Zunächst einige Proben aus dem „Garten der Gesundheit": Fliegen: „*Elleborus albus* (Helleborus). Das selbige mit milch gemenget sterbent die fliegen", c. 165; Floh: „Oleander. Diß krut dodet die floe die daroff kommen oder der blome riechen", c. 286; Gallen, hierbei findet sich die wohl erste Abbildung derselben auf Eichenblättern, c. 203; Kleiderlaus: „Welche menschen vil castaneen rohe essen die gewynnen vil luß an dem lybe vnd auch an den cleydern. Aber die widder zu verdryben esche gestoissen lauendel blomen vnd lege du by die cleyder du wurdest yr qwit zu hant", c. 122; Maus: „Baldrian vnd wyßwortz *(Veratrum)* vnder eyn ander gemischt mit rücken mel (Roggenmehl) dödet die müße", c. 415; Motten: „*Citrium*. Diß rinden geleyt by die dücher nemen keynen schaden von keynen motten oder ander wormen", c. 116; Hagel: Etlich meister sprechen wer Corallen habe in synem huse in das schlecht keyn hagel", c. 130.[3]) Dies mag genügen und sei nun gegen Ende des Jahrhunderts noch Theophrastus Paracelsus von Hohenheim erwähnt. Er wurde geboren 1493 zu Maria Einsiedeln in der Schweiz und ist gestorben 1541 zu Salzburg. Von Schädlingen handelt er

[1]) Nördlinger, H., Die kl. Feinde der Landwirtschaft 1869, 128.

[2]) Rudy, H., Die Bekämpfung der Maikäferplagen im Mittelalter. Badische Blätter für angewandte Entomologie 2, 1926, 110.

[3]) Herbarius (Gart der Gesundheit). Faksimile-Ausgabe, Mainz 1485.

in seiner „Himmlischen Medizin". Bei der Fliege wird angegeben, wie man die sich in einer Stube befindenden Tiere mit Hilfe eines stählernen Pfriemens, in einen tellergroßen Kreidekreis bringen könne. In seinem Buche „De natura rerum" wird von der Käsemade *(Piophila casei L.)* gesprochen, und soll sie dem Käse fern bleiben oder, wenn bereits in ihm vorhanden, zugrunde gehen, wenn man das Kraut *Hypericum* oder St. Johanniskraut dazu legt. Gegen Motten und anderes Ungeziefer wird empfohlen Mastix, Kampfer, Ambra, Moos und besonders Zibeth an die Kleider zu bringen.[1])

1500—1600. — Im Jahre 1500 gab es bei Augsburg so viele „Raupen und Baumfalter den gantzen Sommer über, daß sie alles Kraut und Obß verderbten".[2]) Geronimo Cardano, geb. 1501 zu Pavia, gest. 1576 in Rom, bekannt als Mathematiker und Philosoph, schrieb auch über Pflanzen und Tiere. Von Schädlingen finden sich dabei einige eigene Beobachtungen, wie z. B. die über das Vorkommen von Würmern an den Rautenblättern und fingerdicke, pralle Würmer an den Zedernzapfen.[1]) Ein Holzschnitt aus dem Jahre 1502 gibt ein deutliches Bild der damals üblichen Methoden der Baumpflege. Man sieht darauf, wie die Baumkronen durch Abhauen der Äste gelichtet und gereinigt werden, ferner werden die abgenommenen Teile direkt verbrannt, was auf das Vorhandensein schädlicher Tiere oder vielleicht auch Pilze schließen läßt, und endlich finden sich darauf eine Baumschere, ein sichelartiges Instrument zum Beschneiden einer Hecke und eine Art Haumesser.[3]) 1506 herrschte in der Gegend von Augsburg eine große Mäuseplage. 1531 in der Umgebung von Regensburg ein Massenauftreten von Maikäfern. Ebenda traten 1537 die Raupen an den Bäumen und Hecken in solchen Mengen auf, daß diese wie Besenreiser aussahen.[3]) 1537 werden wieder einmal Fanggürtel erwähnt und scheinen außer nützlichen auch abergläubischen Zwecken gedient zu haben. Sie sollen am St.-Vinzenz-Tag (22. Januar) aus Stroh um die Bäume gebunden werden.[4]) Bei Breslau zeigten sich 1543 „unerhört viel Molkendiebe (= Schmetterlinge) . . . hatten vier Flügel weißgelbliche, sittichgrüne, mit einem langen Schwäntzlein, eines halben Fingers lang, wie ein kleiner Zwirnsfaden, mit dem Winde sind sie wieder hingefahren". An Kohlweißlinge kann hier wohl kaum, eher an Segelfalter gedacht werden.[5]) Aus dem Jahre 1550 stammt die erste mir bekannte sichere Angabe über das Vorkommen von *Tipula*-Larven in den Landschaften Wursten und Butjadingen an der Unterweser. Sie hießen „emmel" und werden auch heute noch ebenso bei der Landbevölkerung genannt. Die Stelle lautet: „Anno Christe (15)50 vor twischen Pingesten und Paschen vorwelede (verwelkte) das gras ym lande tho Wurden by groten flagen (Flächen), ock yn Butn-Jaderlandt yn ytlyken (etlichen) orden. Derhalven groven ytlyke lude darna yn der erde dat se de orsake erfaren mochten. Dor funden se ruben (Raupen) darynne, vinger dyke by groten hupen (Haufen), emmele geheten. De hadden dem grase

[1]) Bodenheimer, F. S., Materialien zur Geschichte der Entomologie 2, 14. 15. 1, 273
[2]) Schuster, L., Aus alten Chroniken. Der zool. Garten 44, 1903, 118. 155.
[3]) Fischer, H., Mittelalterliche Pflanzenkunde 1928, Taf. 29.
[4]) Lüstner, G., Zur Geschichte der Kleb- und Fanggürtel. Festschr. zum 50jährige Jubiläum der Höh. Staatl. Lehranstalt für Wein-, Obst- und Gartenbau zu Geisenheim (1922) 456.
[5]) Schuster, L., Aus alten Chroniken. Der zool. Garten 44, 1903, 158.

de wortell affgebeten, dat idt vorwelen und vordorven miste . . . Och deden de emmel dem wassenden korne groten schaden, freten korne und bone yn der erde aff, dat idt vorwelckede."[1]) 1555 wurde ein Blutregen, hervorgerufen durch große Mengen von Schmetterlingen *(?Aporia Crataegi)* in der Gegend von Meißen im Erzgebirge beobachtet.[2]) 1559 erließ Johann Friedrich der Mittlere, Herzog von Sachsen und Thüringen in Weimar ein Edikt zur Vertilgung schädlicher Insekten.[3]) Nach einem Bericht des Jesuitenpaters Josephus aus Brasilien im Jahre 1560 sollen dort zwischen den Knoten des Schilfrohrs weiße Würmer entstehen, die sich in Schmetterlinge verwandeln. Bei den Eingeborenen wurden sie *rhau* genannt.[4]) Der Rat der Stadt Nürnberg erließ im Jahre 1560 eine Vorschrift, nach der am St.-Gertruds-Tage (17. März) oder bei günstiger Witterung bereits am Sonntag vorher die Raupen abzulesen seien. Im folgenden Jahre erging ebenda ein Gebot, in den Wäldern die Raupen zu vernichten, wobei an die Nonne und den Kiefernspinner gedacht werden kann. Am 21. November 1563 wurde in Nürnberg eine Verfügung über die Waldausnutzung erlassen und darin die Hoffnung ausgesprochen, daß der Frost den Raupen schaden und sie abtöten möge.[2]) Ein Vogelschutzgesetz vom 30. März 1576 des Grafen Johann IV. von Oldenburg und Delmenhorst sagt: „Es soll auch Niemand Heyde anstecken oder brennen um die Zeit, wann das Gevogelte Eyer hat, bey Straffen einer Tonnen Herings."[5]) 1577 herrschte bei Basel eine große Raupenplage, durch die viele Baumfrüchte verdorben wurden und sich der Hauptschaden erst in den folgenden Jahren zeigte.[6]) Über starkes Auftreten von Mäusen berichtet: „Wunderzeitung von Mäusen, so in Norwegen aus der Luft gefallen sind Anno 1579; mit einer Erinnerung von Kornkünsten". Ülßen, Brünich, 1580.[7]) Gegen Ende des 16. Jahrhunderts war den Chinesen der Gebrauch des Arseniks als Realgar zur Bekämpfung von schädlichen Insekten bekannt.[8])

Im 16. Jahrhundert sind die nachfolgenden Jahre als Heuschreckenjahre für die angeführten Gegenden zu bezeichnen: 1501 Sachsen; 1527 Polen, Rheingegend, Rußland; 1535 Polen, Rußland; 1536 Mailand, Polen, Rußland; 1541 Krain, Luzern, Polen, Rheingegend, Rußland, Sachsen, Ungarn; 1542 Brandenburg, Frankreich, Friaul, Italien, Kärnten, Krain, Meran, Ober-Lausitz, Polen, Regensburg, Rheingegend, Rußland, Sachsen, Schlesien, Steiermark, Tirol, Transsylvanien, Ungarn; 1543 Brandenburg, Italien, Polen, Rußland, Tirol; 1544 Polen, Rußland, Tirol, Transsylvanien, Ungarn; 1545 Polen, Rußland;

[1]) Leher Chronik, Verlag der Männer vom Morgenstern, Bremerhaven 1921, 45. Übertragen von G. Menge, hrsg. von W. Lohse.

[2]) Böhner, K., Schädliche Raupen und Larven usw. 1922, 304.

[3]) Junk, W., Buchhandlung und Antiquariat, Berlin, Anzeige im Katalog 74, 1929, 23 (Folioblatt von 43 Zeilen).

[4]) Bodenheimer, F. S., Materialien zur Geschichte der Entomologie 1, 273.

[5]) Ehlers, K., Oldenburgischer Vogelschutz vor 350 Jahren. Niedersachsen, Bremen (C. Schünemann) 1926, 250.

[6]) Schuster, L., Aus alten Chroniken. Der zool. Garten 44, 1903, 118.

[7]) Weber, F. B., Handb. d. ökonom. Literatur, Berlin 1803. Bd. 1, 231.

[8]) Muccioli, M., L'arsenico presso i Cenesi. Arch. storic. scienza 8, 1927, 65—76. Nach Mitt. z. Gesch. d. Med. u. d. Naturwissensch. 26, 1927, 245.

1546 Polen, Rheingegend, Rußland, Sachsen, Tirol, Trient; 1547 Innsbruck, Rheingegend, Tirol; 1548 Tirol; 1553 Arles; 1555 Arles, Camergue; 1556 Campagna (Italien), Mailand; 1561 Bikes; 1564—66 Lombardei; 1573—74 Sena (Italien); 1577 Rom.[1]) In einigen Gegenden schilderte man die Vorgänge in eigenen Schriften oder Flugblättern wie: Ruyschet, A., Wahrhaftige Zeitung in Schlesien, geschehen 1542, von unerhörten Heuschrecken, wie viel der gewesen und was sie Schaden gethan haben, 1542. Valleriola, F. (Arzt in Arles oder Valence), Verwüstung durch Heuschrecken bei Arles um 1555 in Curations médicales, Lief. 2, Obs. 1[2]), und Natürliche Contrafeyung des gewaltigen Fluges der Heuschrecken, welcher gefangen worden ist zu Mayland 1556, Nürnberg 1556.[3]) Hand in Hand mit dem Massenauftreten von Schädlingen geht der Glaube an die bequeme Vertilgungsart durch das geistliche Gericht. Derartige Tierprozesse wurden aus dem 16. Jahrhundert bekannt: 1516 gegen Raupen in Troyes (Frankreich); 1550 gegen Heuschrecken in Arles; 1579 gegen Maikäfer in Lausanne „hat nicht viel geholfen"; 1585 gegen Raupen in Valence (Frankreich); 1587 gegen Raupen von Chaerocampa in Savoyen. 1534 wurden in Spanien derartige Exorzismen gegen Tiere verboten.[1])

In außerordentlicher Weise wuchsen in diesem Jahrhundert die Kräuter- und weniger die Tierbücher aus dem Boden. Viele erschienen in lateinischer Sprache, fast alle auch in deutsch. Sie waren meist geziert mit oft schönen Pflanzen- und Tierbildern, und kamen häufig auch kolorierte Exemplare vor. Sie dienten zwar durch die Bilder und Beschreibungen zur Erkennung der verschiedenen Naturprodukte, den Hauptwert legten ihre Verfasser aber auf umfangreiche Beschreibungen der Verwendungsweisen der dargestellten Gegenstände in medizinischer Hinsicht. Es gab damals kaum ein Kraut oder ein Tier, dem nicht angeblich gegen die verschiedensten menschlichen Gebrechen weitgehende Heilkräfte innewohnten, wie sie weiter sonstige Verwendungsmöglichkeiten boten. Gerade diese Abschnitte nehmen den weitaus größten Raum ein. Die Behandlung des Stoffes fand meist so statt, daß erst eine Beschreibung mit der Abbildung der Pflanze kam, dann, oft recht ausführlich, ein Abschnitt über den Namen in verschiedenen Sprachen, darauf Natur, Kraft und Wirkung mit Unterabteilungen: innerlicher und äußerlicher Gebrauch, aus dem Gegenstand hergestellte Präparate und weitere Verwendung dieser. Wenn es irgend möglich, fanden sich auch Angaben, ob man schädliche Tiere, meist Mäuse, Raupen, Motten und dergleichen, damit bekämpfen konnte. Die in deutscher Sprache erschienenen derartigen Werke waren rechte Volksbücher und erlebten oft zahlreiche Auflagen, wobei die Geschäftsinteressen der Verleger es mit den Privilegien der Konkurrenz nicht sehr genau nahmen und Text und Bilder in weitgehendster Weise mit und ohne Erlaubnis voneinander abdruckten oder nachahmten. Da es nicht möglich war, das meist schwer zugängliche gesamte Material durchzuarbeiten, gebe ich hier, ohne sagen zu können, daß sich überall

[1]) Bodenheimer, F. S., Materialien zur Geschichte der Entomologie 2, 31. 39. 41—43. 1, 240 und Schuster, L., Aus alten Chroniken. Der zool. Garten 44, 1903, 114. 122. 155. 156.

[2]) Horn-Schenkling, Index Litterat. Entomologicae, Berlin-Dahlem 1928—1929, 18696. 22526.

[3]) Weber, F. B., Handb. d. ökonom. Literatur, Berlin 1803. Bd. 1, 233.

Material findet, die Titel einer Anzahl dieser Bücher in alphabetischer Reihenfolge unter Beifügung der Erscheinungsjahre der Erstausgaben wenn möglich mit Beispielen an und verweise bei den botanischen Werken auf die Arbeit von Schreiber[1]): Agricola, G., De animantibus subterraneis, Basel 1549, die ersten ökologischen Tierbetrachtungen bei Ameisen, Engerlingen, Grillen, Schaben, Wespen. — Bock, H., Kräuterbuch, Straßburg 1539, *Ipes* sind die Würmlein in den Reben, das beste Bekämpfungsmittel von Fliegen ist die *Persicaria*. — Cardanus, H., De rerum varietate, Basel 1557, „der Süd- oder Mittagswind bringt allerlei Krankheiten, schadet den Früchten und allen Gewächsen, auch fressen die Korn-Würmer das Getreide und faulen die Früchte gern". — Cesalpini, A., De plantis libri XVI, Florenz 1583. Das berühmte Werk muß deshalb erwähnt werden, weil hier die Anfänge der Mykologie zu finden sind. Er beschreibt 16 Pilzgattungen: *Tuber, Peziza, Fungus, Boletus, Suillus, Prunulus, Prateolus, Familiola, Scoroglia, Fungus marinus, Gallimaceus, Fungus panis similis, Lingua, Digitellus, Igniarius* und *Agaricum*. — Camerarius, J., Symbolorum et Emblematum Centuriae tres, Nürnberg 1590—97. — Carrichter, B., Kräuterbuch, Straßburg 1575. — Cordus, V., Anotationes in Dioscoridem, Straßburg 1561. — Dalechamps, J., Historia generalis plantarum, Lugduni 1586, bringt bei den Pflanzenbildern auch solche von Insekten. — Dodonaeus, R., Cruydt-Boeck, Antwerpen 1557, hat besondere Kapitel über landwirtschaftliche Kulturpflanzen und über Pflanzengallen. — Freigius, J. T., Quaestiones physicae, Basel 1579, Kohlraupen, Rapsschädling, *Cantharides, Buprestes* = Qualster, *Tipula*. — Frey, H. H., Biblisch Thierbuch, Leipzig 1595, behandelt auch die schädlichen Tiere wie Maus, Maulwurf, Schnecke, Raupe usw. — Fuchs, L., Neu Kräuterbuch, Basel 1543, enthält schöne, große Pflanzenabbildungen. — „Ortus sanitatis", der große „Gart der Gesundheit", Straßburg 1509. In einer Ausgabe von 1536 finden sich nach Bodenheimer[2]) unter den Abbildungen: Bürgersfrau beim Reinigen der Kleider von Motten, Gärtner bekämpft Holzwürmer durch Einführen von Draht, Raupen an kahlgefressenem Baum, Ameisen, Angaben über *Eruca* am Kohl, Schädling am Weinstock, Samenbeize usw. — Geßner, K., Historia animalium, Zürich 1551—1670 in vielen deutschen und lateinischen Ausgaben, die umfassendste und beste Zoologie der Zeit. — Lobelius, M., Plantarum seu stirpium historia, Antwerpen 1576, Eichengallen. — Lonicerus, A., Naturalis historiae opus, Frankfurt 1551, in der deutschen Übersetzung sehr beliebtes und verbreitetes Tier- und Kräuterbuch, erschien in vielen Auflagen. Beim Maulwurf heißt es: „Etliche Gärtner und Bauersleute schlagen keine Maulwürfe aus ihren Wiesen, dieweil sie dieselbigen gleichsam umgraben und zackern, welches in den Wiesen eben so hoch von nöthen, als in den Aeckern." Im Christ Monat, Jenner und Hornung soll man die Raupen-Eier fleißig ablesen, die gleich als in Netzen und Geweben verborgen sind, auf den Zweigen und Ästen, ehe dann sie Raupen gebären und soll sie ver-

[1]) Schreiber, W. L., Die Kräuterbücher des 15. und 16. Jahrhunderts. Anhang zum Faksimile-Nachdruck des Hortus sanitatis, Mainz 1485.

[2]) Bodenheimer, F. S., Materialien zur Geschichte der Entomologie 1, 215.

brennen. Weiteres unter Ameise, Fliege, Käfer usw. — Matthiolus, P. A., New Kräuterbuch, Venedig 1562. Enthält einen besonderen Abschnitt über die landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. — Plinius Secundus, Naturgeschichte, Frankfurt a. M. 1584. Die deutsche Übersetzung des aus dem Altertum stammenden Werkes muß als richtiges Volksbuch hier angeführt werden. — Rhodin, Eucharius (Rösslin), Kreutterbuch, Frankfurt a. M. 1533. — Ruellius, J., De natura stirpium lib. III, Paris 1536, behandelt auch die Kulturpflanzen ausführlich. — Ryff, Walther (Reiff), Lustgart der Gesundheit, Frankfurt a. M. 1546, viele Angaben über Küchenkräuter, Früchte, Wurzeln, Blumen, Gemüse, Getreide, Obstbäume. — Tabernaemontanus, J. Th., Neu vollkommen Kräuterbuch, Frankfurt a. M. 1588—1591, sehr reichhaltig. — Thurneisser, L., Kräuterbuch, Berlin 1578. — Wotton, E., De differentiis animalium lib. X, Paris 1552, fußt besonders auf Aristoteles und Plinius. Er bringt nach Nigidius den merkwürdigen Fang von Grillen, wobei man eine Ameise, an ein Haar angebunden, in ein Grillenloch einläßt, beide sich verbeißen läßt und dann die Grille mit der Ameise herauszieht.[1]) — Bauhin und Verzascha sind nur als Bearbeiter von Kräuterbüchern anzuführen.

Eine weit wichtigere Quelle als die Kräuterbücher sind für unsere Zwecke die in verschiedenen Ländern herausgekommenen umfangreichen Folianten, mit häufig langatmigen Inhaltsangaben auf den Titelblättern, die über die verschiedensten Zweige des landwirtschaftlichen Betriebes Auskünfte geben. Man faßt sie unter dem Namen Hausväterliteratur zusammen. Ein Auszug aus Kapitalüberschriften mag über den Inhalt dieser Werke orientieren: Ackerbau, Arzneien für Menschen und Tiere, Bauwesen, Bienen, Bierbrauen, Blumen, Boden, Brunnen, Destillieren, Düngung, Einfluß der Gestirne, Esel, Feldmessen, Fischerei, Futterbau, Geflügel, Gemüse, Gesinde, Hausvater, Hausmutter, Handelspflanzen, Handwerk, Hof, Hopfenbau, Hunde, Jagd, Kameralia, Klima, Kochkunst, Maultiere, Monatskalender, Obstgarten, Pferde, Saat, Schäferei, Schreibwerk, Seidenraupen, Sonnenuhren, Teichwirtschaft, Ungeziefer, Viehzucht, Vogelfang, Waldbau, Weinbau, Weinwirtschaft, Wiesenbau und Witterung. Fast überall sind Angaben über Schädlingsbekämpfung eingestreut, sei es Ungeziefer an den Kulturpflanzen oder im Haus, entweder den entsprechenden Abschnitten beigefügt oder in Sonderkapiteln. Auch hier war es nicht möglich, die gesamte Literatur zu beschaffen, noch die meist dicken Bände durchzusehen. Die mir bekannt gewordenen führe ich in chronologischer Reihenfolge an und füge wenn möglich nähere Angaben hinzu: Fitzherbert, A., The book of Husbandry, 1534. — Etienne, Charles, Praedium rusticum, Paris 1554. — Herrera, G. A., Bischof von Toledo, schrieb ein Werk über die spanische Landwirtschaft, das von Mambrino da Fabriano in die italienische Sprache übersetzt und unter dem Titel „Libro di Agricoltura utilissimo", 1557 gedruckt wurde. — Mizaldus, A., Secretorum agri enchiridon primum hortorum curam auxilia, secreta et medica praesidia inventu prompta ac paratu facilia, Paris 1560. — Tatti, G., Della Agricultura libri quinque, Venedig 1560. Enthält einen Sonderabschnitt über Ungeziefer. — Hill, T., A most briefe and

[1]) Bodenheimer, F. S., Materialien zur Geschichte der Entomologie 1, 233.

pleasaunt treatyse, teachynge howe to dress, sawe, and set a garden, and what propertyes also these few her ber heare spoken of, have to our comodytie: With the remedyes that may be used against such beats, wormes, flies and such lyke, that commonly noy gardens, gathered out of the principallest authors in this art. Londyne 1563. — Gallo, A., Le tredicii giornate della vera Agricoltura, Venedig 1566. — Heresbach, C., geb. 2. August 1496, gest. 14. Oktober 1576. Es ist der erste Deutsche, der ein Buch über die Landwirtschaft, und zwar in lateinischer Sprache schrieb: Rei rustica libri quatuor. Köln 1570 (Deutsch von R. Troje, Jahrb. d. Gesellsch. f. Gesch. und Lit. d. Landwirtschaft, Beilage 1914). — Milius, J., De hortorum cultura, Venedig 1573. — Zwinger, Th., Methodus rusticus, Basel 1576. — Stephanus, C., und Liebaltus, J., Siben Bücher von dem Feldbau . . . etwann von Carolo Stephano vnd Johanne Liebhalto . . . beschrieben. Nun aber seines hohen nutzens halben gemeynen Vatterland zu lieb, von dem Hochgelehrten Herren Melchiore Sebizio Silesio, der Artzenei Doctore, inn Teutsch gebracht. Straßburg 1580. Carolus Stephanus ist ein Synonym für den oben genannten Charles Etienne. Es handelt sich also um eine Übersetzung des ursprünglichen „Praedium rusticum" das er synonym gemeinsam mit seinem Schwiegersohn Dr. Jean Libault unter dem Titel „Maison rustique" herausgab. Um einen Begriff davon zu geben, was damals an Schädlingen und Krankheiten für wichtig gehalten wurde, füge ich eine nach heutigen Begriffen zusammengestellte Stichwortliste bei und dahinter die Zahl der vorkommenden Bekämpfungs- oder Behandlungsmethoden: Abschreckung 7, Ameise 19, Baumkrebs 1, Düngung 12, Erdfloh 2, Fäulnis 4, Fledermaus 1, Fliege 1, Floh 5, Frosch 2, Getreide 4, Goldkäfer 3, Heuschrecken 7, Holzwurm 8, Käfer 7, Kanthariden 4, Köder 1, Maikäfer 6, Maulwurf 9, Maus und Ratte 13, Mechanische Mittel 5, Moos 1, Mücken 6, Obst 8, Raupen 10, Reizmittel 7, Rindenbrand 2, Samenbeize 4, Samenschutz 3, Schmetterling 1, Schnekken 8, Tierverbiß 2, Unkraut 7, Vögel 3, Wanzen 1, Weinstock 19, Witterung 24, Wunden 3, Wurm 5. Es wären dies 38 Schäden und 235 Mittel in einem zufällig herausgegriffenen Werke, Zahlen, die sich in anderen Büchern jener Zeit nicht wesentlich verändern dürften. Einige nicht uninteressante Mittel seien erwähnt: Vögel, welche die frisch ausgelegte Saat fressen, soll man dadurch fangen, daß man die Samen erst mit Weindrusen, d. h. einem aus Trebern hergestellten Branntwein einweicht. Wenn sie die so vorbereiteten Samen fressen, werden sie taumelnd und können leicht gegriffen werden. Um den Maulwurf aus den Gärten fernzuhalten, soll man den Wunderbaum *(Ricinus communis)* anpflanzen, ein Mittel, das etwa dem heute von einigen Seiten empfohlenen Anbau von *Euphorbia Lathyris L.* entsprechen würde, womit die Wühlmaus vertrieben werden soll. Vergleiche auch die Angaben bei Ibn al-Awwam 1150, wonach *Euphorbia* dem Weinstock schadet.

Für den Rest des 16. Jahrhunderts wären in der Reihe fortfahrend von den Hausvätern etwa noch folgende zu nennen: Grosser, M., Kurtze und gar einfeltige anleytung zu der Landwirtschaft, Görlitz 1590, das erste von einem Deutschen in deutscher Sprache abgefaßte landwirtschaftliche Buch, welches besonders die Verhältnisse in Schlesien behandelt. — Coler, Joh., Calendarium

oeconomicum, d. i. Ein stets werender Calender, Wittenberg 1591 und öfters. Hier haben wir den ersten in deutscher Sprache herausgekommenen landwirtschaftlichen Kalender, der viele Auflagen erlebte, von denen der aus dem Jahre 1593 zur Durchsicht vorlag. Derselbe enthält, geordnet nach Monaten, außer vielen anderen nützlichen Angaben auch die jeweiligen Arbeiten in Feld und Garten, wobei der Schädlinge in ausgiebiger Weise gedacht wird. Vor allem ist hervorzuheben, daß Coler mehr aus eigener Kenntnis stammende Angaben beibringt. Aus den Beschreibungen lassen sich außer den bei Stephanus und Liebaltus angeführten Schädi-

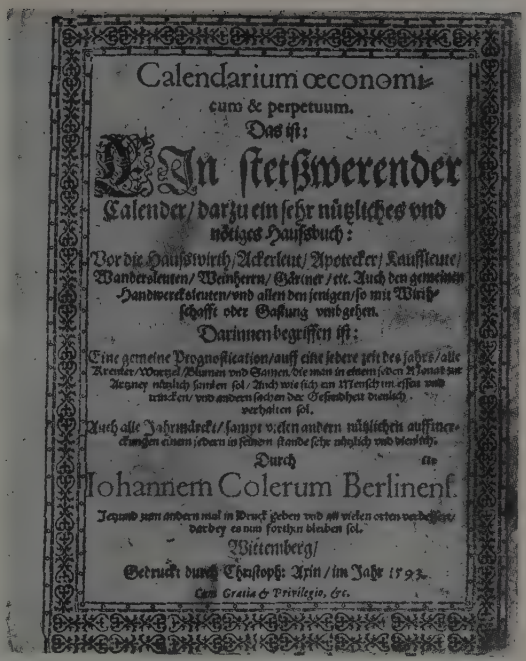

Calendarium œconomi-
cum & perpetuum.
Das ist:
Ein stetswerender
Calender/ darzu ein sehr nützliches vnd
nötiges Hausbuch:
Vor die Hausswirth/ Ackerleut/ Apotecker/ Kaufleute/
Wanderslenten/ Weinherrn/ Gärtner/ etc. Auch den gemeinen
Handwercksleuten/ vnd allen den jenigen/ so mit Wirth-
schafft oder Gastung vmbgehen.
Darinnen begriffen ist:
Eine gemeine Prognostication/ auff eine jedere zeit des jahrs/ alle
Kreuter/ Wurtzel/ Blumen vnd Samen/ die man in einem jeden Monat zur
Artzney nützlich samlen sol/ Auch wie sich ein Mensch im essen vnd
trincken/ vnd andern sachen der Gesundheit dienlich
verhalten sol.
Auch alle Jahrmärckt/ sampt vielen andern nützlichen auffrech-
nungen einem jedern in seinem stande sehr nützlich vnd dienstlich.
Durch
Iohannem Colerum Berlinens.
Jetzund zum andern mal in Druck geben vnd an vielen orten verbessert/
darbey es nun forthin bleiben sol.
Wittenberg/
Gedruckt durch Christoph: Arin/ im Jahr 1593.
Cum Gratia & Privilegio, &c.

Abb. 3. Coler, J., Calendarium oeconomicum, Wittenberg 1593. Titelblatt.

gungen etwa erkennen: ? Apfelwickler, ? Auswintern des Getreides, „der Frost pflegt die jungen Pflanzen auszuziehen"; Baumkronenreinigung; Hase, Bestreichen der jungen Stämme mit Speichel oder Kuhmist mit Ochsengalle; Kleidermotte, man lege Baldrianwurzel dazwischen; Mehltau, entsteht wenn Sonne und Regen zusammentreffen; Mistel, soll mit scharfen Pfeilen herabgeschossen werden; ? Pflaumensägewespe, „Würmer in den Pflaumen im Juli"; Pfropfen, was im Hornung gepfropft wird, leidet nicht unter den „Würmern"; Sperlinge, schaden an den Kirschen; Stare, im März soll man ihre Nester ausräumen; Trespe *(Bromus sp.)*, findet sich im Juli viel in den Äckern; Ulmen-Gallen *(Tetraneura ulmi)*, aus denen Fliegen, wie die Bauersleute sagen, durch Einwirkung der Sonne entstehen, was aber Coler bestreitet; Wasserschosse, sollen entfernt werden, da sie den Bäumen die Kraft nehmen, und Weidenbäume im April so geschützt werden, daß das Vieh sich nicht an ihnen reiben kann. Von demselben Autor erschien: Oeconomia Ruralis et Domestica, Darin das gantz Ampt aller trewer Hauß-Vätter und Hauß-Mütter ... Frankfurt a. M. 1680. Die erste Ausgabe soll 1591—1612 in einzelnen Abteilungen herausgekommen sein. Nach der oben genannten, mir vorgelegenen Ausgabe beginnt das Werk, der Zeit entsprechend, mit einem astrologischen Traktat, der aber nicht von Coler stammen soll, dann folgt ein Monatskalender mit reichlichen Angaben und

ausführlicher Zusammenstellung der Bauernregeln und endlich das eigentliche „Hausbuch". Auch in diesem Werke wird den Schädlingen viele Aufmerksamkeit gewidmet. Besonders gegen die Raupen werden die verschiedensten Mittel empfohlen: Bespritzungen mit einer Lauge aus Asche; Abbrennen der Nester bereits im Dezember; Räucherungen mit Bitumen und Schwefel; gegen „Wurmfraß" im Stamm soll man diesen anbohren, gepulverte Myrobalanen (Früchte verschiedener *Terminalia*-Arten) hineinbringen und das Loch verkeilen, also eine innere Therapie anwenden. Bei den Kohlraupen werden deren natürliche Feinde angeführt, doch empfohlen, sich nicht zu sehr auf sie zu verlassen, sondern selbst vernichten, was zu finden ist. — Lupton, Tausend bemerkenswerte Sachen, 1595, enthält eine Anzahl Angaben, die hier erwähnt zu werden verdienen, dabei die Reinigung der Bäume von Ungeziefer. Man bringe am unteren Teile des Stammes einen Teerring an, fange große Ameisen in einem Sack, hänge diesen auf den Baum und lasse die Tiere dort laufen, die dann nicht entfliehen können und den Baum von allem Ungeziefer befreien. — Hiermit wären die hauptsächlichsten Werke der „Hausväter" des 16. Jahrhunderts genannt. Es bleiben nun als weitere Quellen noch eine Anzahl kleine Spezialarbeiten übrig, die Wetterbeobachtungen in bezug auf die Landwirtschaft und Teile aus landwirtschaftlichen und Obstbau behandelnden Gebieten besonders behandeln. Auch hier wurde die chronologische Reihenfolge gewählt: Bauern Praktik, 1508; Reynmaux, Wetterbüchlein 1510 (beide abgedruckt bei Hellmann, G., Neudrucke von Schriften und Karten über Meteorologie und Erdmagnetismus, Berlin 1893—1904). — Domitzer, J., Ein neuwes fast hübsch und nutzliches Pflantzbüchlein von mancherley artiger Pflantzung, Impfung und Beltzung der Bäum, 1530. Wir haben es hier mit dem ersten für die Praxis bestimmten Buch zu tun, welches den Obstbau für sich behandelt. Ein Exemplar lag mir in der Stadtbibliothek in Mainz vor. Die Ausbeute in bezug auf Schädlingsbehandlung war nicht groß: Ameisen 5 Mittel; Apfelmade *(Carpocapsa)*, „das die Frucht nicht wurmstichig werde". Da Verfasser annimmt, daß die „Würm" aus übermäßiger Feuchtigkeit entstehen, soll man diese durch Anbohren des Stammes unterbinden; Holzwürmer 5 Mittel; Hase 1; Krebs 1; Raupen 2; Schleimfluß, man soll durch Schröpfen die überflüssige Feuchtigkeit ableiten, Weidevieh soll durch Dornen und Pfähle verhindert werden, die jungen Bäume zu schädigen; daß die Ziegen die Bäume nicht benagen, sollen sie mit Ziegenharn bestrichen werden. Die meisten Vorschriften wurden früher bereits von Coler empfohlen. — Lustgärten und Pflantzungen, Augsburg 1530. — Kurfürst August von Sachsen Künstlich Obst-Garten Büchlein, 1555. — Heyne von Uri, Bauern Practica, oder Wetterbüchlein, Frankfurt a. M. 1556. — Reuchlin, E., Zehn gemeine und nützliche Unterricht wider etliche Gewürm und Ungeziefer, die vornehmlich den Leuten in ihrer Haushaltung großen Schaden und Verdruß zufügen, 1568. Beachtenswert sind die Bekämpfungsvorschriften für die Kornwürmer *(Calandra granaria* und *Tinea granella)*, wozu Skordionkraut *(Teucrium scordium L.)*, Nußblätter *(Juglans regia L.)* und Wermut *(Artemisia absinthium L.)* als Abkochungen und Spritzmittel empfohlen werden. In der Mark sollen die Kornwürmer nicht nur dem Getreide geschadet, sondern auch die Menschen in den Betten wie Wanzen geplagt

haben.[1]) — Nicht unerwähnt sei schließlich ein Flugblatt über die „*Uva barbata*", die bärtige Traube: Von wunderbarliche(r) Weintrauben mit Haren oder langen Bärten... Gedruckt zu Nürnberg, bey Hans Weygel, 1580. Es handelte sich hierbei um ein Vorkommen von *Cuscuta Epithymum Mur.* an Trauben, die hierdurch ein merkwürdiges Aussehen erhielten. Der erste Fall soll 1541 zu Albersweiler bei Landau beobachtet worden sein.[2]) Außer den in der zitierten Arbeit genannten Abbildungen sei noch auf eine bei Chabraeus hingewiesen.[3])

1600—1700. — Die kommende Fülle des Materials verbietet es, in gleicher Weise wie seither die hauptsächlichsten Quellen anzuführen, aus denen Angaben über den weiteren Entwicklungsgang der Schädlingsbekämpfung geschöpft werden können. Es muß sich demnach darauf beschränkt werden, in gröbsten Zügen die Stellen anzudeuten, in denen sich geeignete Angaben finden dürften. Olivier de Serres, Le théâtre d'agriculture, Paris 1600, gehört zur französischen Hausväterliteratur und bringt manche Angaben über Schädlinge wie Ameisen, Raupen, Rebstichler usw. — Matthiolus, P. A., Kreuterbuch, Frankfurt a. M. 1600. Es lag die von Joach. Camerarius besorgte Ausgabe vor und zählte ich rund 70 Angaben über Schädlinge. Außer den gewöhnlichen Notizen, die sich auf Felder und Gärten beziehen, finden sich viele Vorschläge zum Vertreiben und zur Bekämpfung der Vorratsschädlinge: Aronblätter *(Arum maculatum L.)* gegen Käsemaden; *Staphis agria (Delphinium staphisagria L.)*, das Kraut in Essig gesotten und die Kleider damit besprengt, vertreibt die Läuse; Walddistel *(Ilex aquifolium L.)* und Mäusedorn *(Ruscus aculeatus L.)* um die Stricke gebunden, an denen Schinken und Speck aufgehängt werden, verhindert Mäuse- und Rattenschäden; Veilchenwurz *(Iris florentina L.)* zwischen die Kleider gelegt, schützt diese vor Motten und Schaben. — Aldrovandus Ulysses, De animalibus insectis libri VII, Bonn 1602 und Frankfurt 1623. Wir haben es hier mit dem ersten Werke der gesamten Weltliteratur zu tun, welches die Insekten für sich behandelt. Der Verfasser hat das gesamte Wissen der früheren Zeit in sorgfältigster Weise zusammengetragen. Natürlich ist dabei auch alles erwähnt, was sich auf Schädlinge und ihre Bekämpfung bezog. Bodenheimer[4]) widmet dem Werke eine ausführliche Besprechung. — Schwenckfeld, C., Theriotropheum Silesiae, Lignicii 1603. Eine Lokalfauna Schlesiens und wohl das erste Werk dieser Art mit vielen eigenen Beobachtungen. Etwa 30 der beschriebenen Insekten sind Schädlinge und werden dementsprechend behandelt. Erwähnt seien: *Ascarides militares* = Heerwurm, *Blattae carnivorae* = *Dermestes*, *Blatta frumentacea* = *Tenebrio molitor*, Volvox = ? *Byctiscus betulae*, Kanthariden, *Cimices hortenses* = Blattwanzen, *Culices arborum* = Aphiden, *Curculio* = Getreidemotte, *Spondylis* = Engerling, *Pulex terrestris* = Erdfloh, *Eruca oleorum* = Kohlweißlingsraupe, Midas = *Grapholitha sp.*, *Locusta* = Heuschrecke, Maikäfer,

[1]) Bodenheimer, F. S., Materialien zur Geschichte der Entomologie 2, 13.

[2]) Böhner, K., Die bärtige Traube oder Uva barbata. Mitt. der Bayr. Botan. Gesellschaft in München 4, 1928, 120—125.

[3]) Chabraeus, D., Stirpium Sciagraphia. Köln 1666. p. 111.

[4]) Bodenheimer, F. S., Materialien zur Geschichte der Entomologie 1, 247—276.

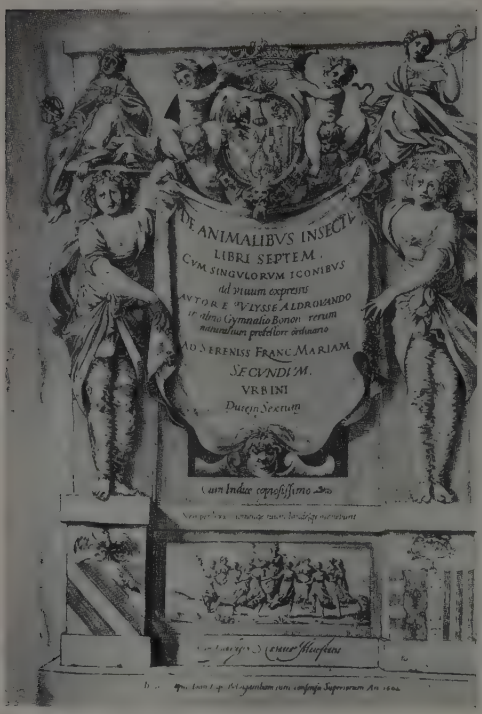


Abb. 4. Ulysses Aldrovandus, De animalibus insectis, libri VII. Bonn 1602. Titelblatt.

Motten, Raupen, *Tinea* = Schaben, Wespen. — Beschreibung der Weinkrankheiten, Ulm 1607; wohl die erste Spezialschrift, die mir leider nur aus der Literatur bekannt ist.[1]) — Stephanus, C., und Libaltus, J., XV Bücher von dem Feldbaw, Straßburg 1607. Umfangreiches Werk der Hausväterliteratur, stellt eine erweiterte Ausgabe des Werkes derselben Verfasser vom Jahre 1580 dar und bringt, was die Schädlinge anbetrifft, meist wörtlich dasselbe wie dort. — Majus, Th., Agrikultur oder Ackerbau, der beyden Hocherfahrenen vnd weitberühmten Römer L. Columellae et Palladii, Magdeburg 1612. Im Sti'e der Hausväter hergestellte Bearbeitung. — Hildebrand, W., Magia naturalis, das ist Kunst- und Wunderbuch wie man mit . . . Ungeziefern und Insekten . . . unerhörte wunderbarliche Sachen verrichten kann, Erfurt 1614.[2]) Hat im Original leider nicht vorgelegen. — Jugelius, C., Oeconomica, Leipzig 1615. Das Werk enthält besondere Kapitel über die Bekämpfung des Erdflohs und der Kohlraupen. Derselbe Verfasser gab noch eine besondere Schrift über den „Maulwurfsfang", Leipzig 1616 heraus, in der auch eine Falle zum Fangen beschrieben wird. — Columna, F. L., Purpura, hoc est de purpura ab animali testaceo . . ., Rom 1616, bringt die erste sichere Nachricht über die Feigenlaus, *Ceroplastes rusci Sign.*[3]) Von demselben Verfasser existiert eine Abhandlung über „*Eruca rutacea*" aus demselben Jahr.[4]) — Junckhausen, B., New Künstlich Obst-Garten Büchlein, Franckfurt a. O. 1618, 60 Seiten. Dies mir von sonst keiner Stelle bekannte Heft fand ich in der Staats- und Universitäts-Bibliothek zu Hamburg. Die Behandlung der Bäume umfaßt folgende Punkte: faule und dürre Äste nebst allem überflüssigem Holz sind abzunehmen, Nebenschosse

[1]) Weber, F. B., Handb. d. ökonom. Literatur 1, 356.
[2]) Horn-Schenkling, Index Litterat. Entomologicae 10 373.
[3]) Bodenheimer, F. S., Materialien zur Geschichte der Entomologie 2, 209.
[4]) Horn-Schenkling, Index Litterat. Entomologicae 3760.

abzuschneiden und Moos abzuschaben; dürre Rinde, Ungeziefer und Würmer sind wegzunehmen durch einen Anstrich von Kälberblut, Lehm und Kuhmist, Raupennester und alles „Geschmeiß" soll von den Ästen abgenommen werden, „ehe es lebendig wird". Ferner Angaben über die Arbeiten in den einzelnen Monaten, und am Schluß findet man sechs Vorschriften für Baumsalben. — Knab, M., Hortipomolegium, Nürnberg 1621. Das Werk ging in den Wirren des 30jährigen Krieges bis auf wenige Exemplare verloren und wurde nach demselben, 1651, von Duemler, W. J., neu herausgegeben. — Bacon von Verulam, F., Sylva Sylvarum, London 1627 (Amsterdam 1661) bringt über die verschiedensten naturwissenschaftlichen Gegenstände Beobachtungen, darunter auch solche über Schädlinge. — Laurembergius, P., Horticultura, Frankfurt 1632, steht auf dem Standpunkt, daß die Gestirne und Witterungseinflüsse die Hauptursache der Pflanzenkrankheiten seien. — Mouffetus, Th., Insectorum sive minimorum animalium theatrum, London 1634, ein bedeutendes, auch die Schädlinge umfassendes Insektenwerk von ähnlicher Bearbeitung wie die Insektenbücher des Aldrovandus. Bei letzterem findet sich noch nicht der bei Mouffet vorkommende *Farinarius* oder Mealeworm, *Tenebrio molitor L.*[1]) — Piso, G., De Medicina Brasiliensi, Amsterdam 1648, darin: Marcgravi, G., Historia rerum naturalium. Das Werk sei hier erwähnt, weil darin auch einige Schädlinge wie Ameisen an *Manihot utilissima* und „schwarze geflügelte Würmer" vom Zuckerrohr erwähnt werden.[2]) Dümler, W. J., Obsgarden, das ist eine kurtze jedoch deutliche Anweisung zur Baumgärtnerei . . . Nürnberg 1651; bringt einen besonderen Abschnitt über Ungeziefer und seine Vertilgung. — Die „Academia Naturae Curiosorum" wurde am 1. Januar 1652 zu Schweinfurt gegründet. Sie bringt in ihrer Abhandlung mancherlei wertvolle Beschreibungen, die für die vorliegende Zusammenstellung in Betracht kommen, auf die jedoch nur hingewiesen werden kann. — Royer, J., Beschreibung des Fürstl. Gartens zu Hessen, Braunschweig 1653. Angaben über Brand, Baumwachs und dergleichen. — In der Chronik „Die Ehre des Herzogtums Krain", gedruckt 1689, findet sich für das Jahr 1656 eine längere, interessante Beschreibung des als Obstschädling bekannten Bilch oder Siebenschläfers *(Myoxus glis Schreb.)*. — Goedart, J., Metamorphosis et historia naturalis Insectorum. Mit Kommentar von Jean de Mey. Medioburgi 1662—1667. Das Werk, welches jedes Insekt in seiner vollständigen Entwicklung behandelt, bringt viel Angaben über Schädlinge und ihre Bekämpfung. Genannt seien *Abraxas grossulariata L.*, *Carpocapsa pomonella L.*, *Cossus cossus L.* und *Tipula paludosa Meig.* — Borchart, S., Hierozoicon, London 1663 und Frankfurt 1675. Sehr beachtenswertes Werk, wichtig in historischer und philologischer Hinsicht. Behandelt die in der Bibel genannten Tiere, dabei auch die schädlichen in überaus ausführlicher Weise. — Major, J. D., Dissertatio botanica de planta monstrosa Gottorpiensi . . . D. Schleswigae 1665, sei nur genannt. — Die „Académie des Sciences", welche am 22. Dezember 1666 ihre erste Sitzung abhielt, bringt viele hier interessierende Beiträge, von denen

[1]) Bodenheimer, F. S., Materialien zur Geschichte der Entomologie 1, 286.
[2]) ebd. 2, 143.

Bodenheimer einige Auszüge anführt.[1]) — Engel, P. V., Der verständige Gärtner, Wolfenbüttel 1666, hat Angaben über Ameisen, Erdflöhe, Maulwürfe, Mäuse, Schnecken, Würmer usw. nebst Bekämpfungsmethoden. — 1668 wurde von J. R. Glauber das von ihm entdeckte Glaubersalz (schwefelsaures Natron) zum Teil reduziert zu Schwefelnatrium als Mittel zum Beizen von Samen empfohlen.[2]) — Redi, F., Esperienze intorno alla generazione degli Insetti, Florenz 1668, bringt viele Angaben über Schädlinge, dabei die Kirschfliege *(Ragoletis cerasi)*. — Jugel, C., Oeconomica . . . Frankfurt a. M. 1677, enthält einen ausführlichen Bericht, die Maulwürfe zu vertreiben. — Beckmann, J. C., Bericht von denen auf denen Blättern der Bäume im 1680. Jahre häufig gefundenen Schlangengestalten, Frankfurt a. d. O., wobei es sich um minierende Insekten oder deren Raupen oder Larven handeln dürfte. — Hagedorn, E., Cynosbatologia, Jena 1681, gibt eine eingehende Beschreibung von *Rhodites rosae*. — v. Hohberg, W. H., Georgica curiosa, Bd. I und II, Nürnberg 1687. Diese Auflage erschien ohne Namenangabe des Verfassers „von einem Mitglied der Hochl. Fruchtbringenden Gesellschaft". Mir lag eine spätere Ausgabe: Bd. I 1716, 870 S., Bd. II 1716, 858 S. nebst angehängtem Kunstbüchlein 48 S., Bd. III 1715, 608 u. 376 S. und beigefügtem „Kochbuch" mit 110 S. vor. Wir haben es hier mit dem umfangreichsten Werke der Hausväter zu tun, das schon als Vorgänger eines Fachlexikons angesehen werden darf. Alles, was über Schädlinge und ihre Bekämpfung bekannt war, findet darinnen ausführliche Beachtung. — Elßholz, J. G., Vom Gartenbau, Cölln a. d. Spree 1672. Es werden hauptsächlich die Verhältnisse in der Mark Brandenburg berücksichtigt, auch die Schädlinge finden Erwähnung. — Heszens, H., Neue Gartenlust, vermehrt durch Theodorum Phytologum, 1690. Verfasser bringt als Praktiker verschiedene gute Beobachtungen. Das Dürrewerden der Äste nennt er den „kalten Brand". Dann fährt er fort: „Sonsten hat man drey Haupt-Ursachen, um welcher willen die Bäume brandig werden. Erstlich wegen überflüssiger Feuchtigkeit, welche in Entzündung des Saftes zwischen Holtz und Rinde ersticket und alsdann die Rinde erhebet, brandig und dürr machet. Die andere Ursache ist dies, daß offtmals unbeachtsamer Weise und mit Unverstand ein Baum anders gesetzet wird, als er vorher gestanden. Dieses ist ihnen hochschädlich, denn die Rinde, so braunfarbig ist und gegen Morgen oder Mittag gestanden hat, ist daselbst viel härter, als an den Seiten, so gegen Nord oder Abend gestanden hat, als welche gemeiniglich grün, zart oder unzeitig ist — alsdann muß ohnfehlbar ein Schade daraus entstehen, sintemalen die Nordseite der Mittags-Sonne gar nicht gewohnet, und wird sie nicht allein von der großen Hitze gedörret, sondern auch im Frühling durch harte Nachtfröste erschrecket und die Rinde in die Höhe gezogen, hernachmals durch die Sonne, den Tag über ausgetrucknet und verbrennet, woraus alsbald der Brand entsteht, wie er denn gemeiniglich an der Seite, so gegen Mittag stehet, gemerket wird. Derartig verkehrt gesetzte Bäume werden dadurch erhalten, daß sie in den ersten Jahren nach

---

[1]) Bodenheimer, F. S., Materialien zur Geschichte der Entomologie 2, 112.

[2]) Lippmann, E. O. v., Zur Geschichte der Samenbeizung. Die deutsche Zuckerindustrie 1930, 556.

dem Versetzen auf der fälschlich nach Mittag gewendeten Seite einen Umschlag von Kuhmist, Haferspreu, Lehm und Asche erhalten. „Die dritte Ursache aber kommt daher, wenn ein Baum mit einem Brodmesser gepfropft wird." Vom Krebs wird gesagt: „Diese Krankheit kann man daran erkennen, daß die Rinde hin und wieder Bücklein aufwürfet und unter derselben es gleichsam tod und schwartz ist, welches dann immer weiter umb sich greiffet, bis es endlich den ganzen Stamm einnimmt." Hierzu bemerkt der Verfasser, „was den Krebs anbelangt, so wird niemand leugnen können, daß solcher offt oben auf den Bäumen, und zwar von dem Unflath, welcher zwischen dem Stamm und Ästen auf denen Zwieseln (Gabeln) sich sammlet entstehet. Darowegen es höchst nöthig ist, daß man die Zwiesel allezeit rein halte und sie von allem Unflath säubere. So entspringt auch der Krebs von eben demselben auffwallen der Säffte, aus welchem der Brand entstehet und haben diese zwey Krankheiten offt einerley Ursache." — Fischer, Chr., Fleißiges Herren Auge, Frankfurt und Nürnberg 1690, deutsche Übersetzung durch Agathus Cario, des 1679 und 1683 erschienenen Werkes Decas Georgica principalium Operarum Oeconomiae. Behandelt hauptsächlich böhmische Verhältnisse. Die Krankheiten der Pflanzen finden Beachtung, Holzgeschwülste werden hier „Krebs" genannt. — Thomas, J., Tractatus de Noxia Animalium, Frankfurt 1690, sei hier erwähnt. — In den Jahren 1690—1717 wurden die kirchlichen Tier-Exkommunikationen verboten und waren von hier an nur noch Beschwörungen und Besprengungen mit Weihwasser erlaubt.[1]) — Bonani, F., Observationes circa viventia, quae in rebus non viventibus reperiuntur, Rom 1691. In diesem Werk soll sich die älteste Abbildung eines Blasenfußes befinden.[1]) — de la Hire, G. Ph., et Sedileau, Description d'un Insecte qui s'attache à quelques plantes étrangères et principalement aux oranges. Hist. Acad. Sciences, Paris 10, 1692, 7—9. Sedileau beobachtete die erste Eiablage bei Schildläusen.[1]) — 1693 war ein Heuschreckenjahr, es erschienen in diesem und den folgenden Jahren eine große Anzahl diesbezüglicher Abhandlungen, von denen nur einige Autoren genannt werden können: Crell, L. C.; Fichtelberger, M.; Floyd, E.; Hebenstreit, J. P.; Heerzug der Heuschrecken; Hoepfner von Wetterstral, N.; Kirchmeier; Loeber, C. H.; Neumann, C.; Prange, Chr.; Richertz, A.; Treuner; Wollenhaupt. Sogar Denkmünzen wurden geprägt.[1]) — Holyk, G., Dreifaches Gartenbüchlein, 1693, schenkt auch den Schädlingen Interesse und wurde von Garcke[2]) besprochen. Bäume, die man im Zeichen der Zwillinge und der Waage pfropfte, sollen von Schäden bewahrt bleiben. — Weiß, Dissertatio physica de excrescentiis plantarum animatis, Leipzig 1694. — de la Quintinye, J., Le parfait jardinier, Paris 1695. Der Krebs wird als eine Art Galle erwähnt, welche sich in der Rinde und im Holz bildet, wie man dies häufig bei den Birnen, sowohl am Stamm als an den Zweigen findet. — Am Ende des 17. Jahrhunderts wären noch zu nennen: Astelmeyer, S. R., Ebenbild der Natur in dem Entwurfe der Gewächse, Ungeziefer und anderen Thieren, Augs-

[1]) Bodenheimer, F. S., Materialien zur Geschichte der Entomologie 1, 240. 2, 307. 211. 33. 35.

[2]) Garcke, Wie man vor 200 und mehr Jahren den Obstbau lehrte und betrieb. Erfurter Führer 24, 1923, 173.

burg 1699. — Andreas Glorez von Mähren, Vollständige Haus- und Landbibliothek, Regensburg 1699 und Nürnberg 1719, zwei dicke Bände, dem Inhalt nach zu der Hausväterliteratur gehörend. Die Schädlinge werden nach alten Mustern behandelt. — Hellwig, Chr., Sendschreiben wegen des sogenannten Honigtaues, welcher sich an dem Korne sehen lassen, und Mutterkorn hervorgebracht, Langensalze 1699, „ein böser gefährlicher von verdorbenen Säften herrührender Schweiß".[1]) — Tromsdorff, J. S., Ros mellis, non ros, nec mellis ros; der ungleich angegebene Honigthau usw., Erfurt 1699.

1700—1800. — Im 18. Jahrhundert vermehrt sich die Zahl der Bücher und Einzelabhandlungen noch bedeutender als in den vergangenen hundert Jahren, so daß des geringen Raumes wegen, der hier zur Verfügung steht, auch weiter nur das allernötigste kurz angegeben und mit einigen Worten charakterisiert werden kann. Gleich am Anfang des Jahrhunderts, am 11. Juli 1700, wurde unter Kurfürst Friedrich III. die Societät, später Kgl. Preußische Akademie der Wissenschaften gegründet, in deren Veröffentlichungen manche die Pflanzenschädlinge behandelnde Arbeiten Aufnahme fanden. — Der Vollständigkeit halber muß hier das umfangreiche Werk: Francisci Philippi Florini, Oeconomus prudens, Allgemeiner kluger oder Rechtsverständiger Haus-Vatter, Nürnberg 1702 erwähnt werden. Als Verfasser gilt Franz Philipp, Pfalzgraf bei Rhein, der Inhalt schließt sich den früher genannten „Hausvätern" an. — de Tournefort, J. P., unterscheidet in seinen „Observations sur les maladies des plantes" (Mém. de l'Acad. Roy. des Sciences, Paris 1705, 332—345) bereits Krankheiten, die durch innere Ursachen hervorgerufen werden, und solche, die durch äußere Ursachen entstehen. Zu ersteren rechnet er: 1. *La trop grande abondance du suc nourricier;* 2. *le défaut ou manque de ce suc;* 3. *quelques mauvaises qualités qu'il peut acquérir;* 4. *la distribution inégale dans les différentes parties des plantes.* Zur zweiten Abteilung gehören: 1. *La grêle;* 2. *la gelée;* 3. *la moisissure;* 4. *les plantes, qui naissent sur d'autres plantes;* 5. *la piqueure des insectes;* 6. *différentes tailles ou incisions, que l'on fait aux plantes.* Zum ersten Male wird hier auf die Möglichkeit parasitärer Krankheiten hingewiesen. — Der nächste Versuch der Einrichtung eines Systems stammt von Zwinger, J. J., Dissertatio medico inauguralis de valetudine plantarum secunda et adversa, Basel 1708. Die Arbeit unterscheidet vier Kapitel. Das erste behandelt die Eigenschaften einer gesunden Pflanze, das zweite die kranke Pflanze mit den Untergruppen allgemeine Krankheiten wie Brand, solche, die durch den Stand der Gestirne verursacht werden, und solche, die durch Saftreichtum entstehen. Im dritten Kapitel folgen die speziellen Krankheiten: Wurzel- und Rindenerkrankungen, Auswüchse aller Art, wobei auch Knollenbildungen, Gallen und Pilze gerechnet werden, Wunden, durch Menschen oder Tiere verursacht, Erkrankungen der Stengel, Zweige und Blätter, Blüten und Früchte. Das letzte Kapitel beschäftigt sich mit den Bekämpfungsmitteln. — Im folgenden Jahr sind zwei Arbeiten zu verzeichnen: Camerarius, R. J., De ustilagine frumenti, und derselbe, De Lolio temulento, beide Tübingen 1709. — Das umfangreichste Werk über Schädlingsbekämpfung und gleichzeitig das erste, welches alle damals be-

[1]) [Münchhausen, O. v.], Der Hausvater II 1766, 683.

kannten Angaben, wenn auch kritiklos, zusammenfaßt, ist: Krafft, A. F., Der sowohl Menschen und Viehe, Grausamen Thier, schädlichen Ungeziefers und Verderblichen Gewürmes, Gänztliche Ausrottung, Nürnberg 1712 und 1713. Teil I = 630 Seiten, Teil II = 944 Seiten. Das Werk behandelt der Zeit entsprechend nicht nur die Kleintiere, sondern auch Raubwild wie Bär, Wolf, Luchs, Adler usw. — Agricola, G. A., bringt in seinem unter dem Titel „Neu und nie erhörter, doch in der Natur und Vernunft wohlbegründeter Versuch einer Universalvermehrung aller Bäume, Stauden und Blumengewächse" 1714—17 erschienenen Buche im 5. Kapitel einiges über die Zufälle und Krankheiten, wie Mehltau, *Rubigo*, Brand, *Uredo* und anderes. — Von Liger, L., Le jardinier floriste, Paris 1700, erschien in Leipzig 1715 eine deutsche Ausgabe „Historischer und verständiger Blumen Gärtner", aus dem nur die Abbildungen einer Raupenscheere und eines Federspiels mit Glocken zur Abwehr der Vögel von Saatbeeten erwähnt werden können. — Auf die 1717—28 erschienene „Sammlung von Natur- und Medizin- wie auch hierzu gehöriger Kunst- und Literatur Geschichten, so sich in Schlesien und anderen Ländern begeben", kann nur hingewiesen werden. Sie bietet eine Fülle von Angaben über landwirtschaftliche Schädlinge, die wert wären, besonders durchgearbeitet zu werden. — Ein Werk von ganz außerordentlicher Bedeutung ist Frisch, J. L., Beschreibung, Von allerley, Insecten, in Teutsch-Land, Berlin 1720—38, Teil I—XIII. Verfasser war Rektor am „Grauen Kloster" in Berlin und auf verschiedenen Gebieten in hohem Maße tätig. Sein Insektenwerk enthält fast ausschließlich eigene Beobachtungen, und werden dabei rund 300 Insekten, wenn auch in primitiver, so doch erkennbarer Art abgebildet. Jedem Teil geht eine Abhandlung voraus, welche ein berühmtes entomologisches Werk beschreibt. Interessant sind ferner die Vignetten, die jedem Teil vorgesetzt sind und Bilder über Insektenfang, Heuschreckenvertilgung, Arbeitszimmer und dergleichen darstellen. Besondere Beachtung wird den Schädlingen aller Art gewidmet. — Mortimer, J., The whole art of husbandry, London 1721 (deutsch von Th. Arnold, Braunschweig 1753), enthält einen Abschnitt „von den Dingen, die einem Landwirt nachteilig sind", worin Witterung, Schädlinge, Unkraut usw. abgehandelt werden. — 1723 erschien in Leipzig: Eysfarth, C. S., Diss. phys. de morbis plantarum. Das hier aufgestellte System benutzt die verschiedenen Lebensalter der Pflanze. Es werden so die Krankheiten der Keimpflanzen, die der eigentlichen Wachstumsperiode und die während der Blüte- und Fruktifikationszeit eintretenden Schadenerscheinungen behandelt. Jedesmal werden die Witterungseinflüsse, Beschädigungen durch Tiere und sonstige Wunden berücksichtigt. — In demselben Jahr kam weiter: Müller, P. C., Diss. de Morbis plantarum, Leipzig heraus. — Es ist bekannt, daß in der ersten Hälfte des 18. Jahrhunderts von pfälzischen Landwirten Zypernvitriol (man hielt das von der Insel Zypern kommende Kupfer-

Abb. 5. Federspiel zum Verscheugen der Vögel von den Saatbeeten. Historischer und verständiger Blumen-Gärtner, 1715, S. 60.

vitriol damals für das beste) zur Entbrandung des Getreides benutzt wurde.[1]) — 1729 kam Micheli, P. A., Nova plantarum genera in Florenz heraus. Es stellt das Hauptwerk dar, auf das die heutige Mykologie noch zurückgreift. In demselben wird auf die Lebenserscheinungen der Pilze genauer eingegangen. Folgende Namen kommen für die Pflanzenkrankheiten unserer Zeit noch in Betracht: *Aspergillus*, *Botrytis*, *Puccinia*, *Mucor* und *Lycogala*. — In dem berühmten Buche von S. Hales, Statical Essais containing Vegetable Staticks, London 1731 (1. Ausgabe 1727), findet sich die Übertragbarkeit des Krebses durch Veredelung und die bisweilige Heilung desselben durch Ausschneiden erwähnt. Bemerkenswert ist ferner die Beobachtung über den Einfluß der trocknen Frühjahrswinde, die das Laub versengen. — Eliesers curieuser Hauswirth und sorgfältiger Bauersmann, welcher zeiget, wie man allerley schädliches Ungeziefer tödten und vertreiben soll, Frankfurt 1732, kann hier nur genannt werden. — 1733 erschien A. Zeiger, Vernünftige Anleitung zur Ökonomie und kunstmäßige Verbesserung des Feldbaues (2. Aufl., Frankfurt a. M. 1757), das Werk eines Praktikers, der Abschnitte über das Imprägnieren der Samen, künstliche Düngung und Bekämpfung der Kornwürmer bringt. — Die berühmteste und wertvollste Veröffentlichung dieser Zeit ist: de Reaumur, R. A. F., Mémoires pour servir à l'histoire des insectes, Paris 1734—42 in 6 Bänden, und ebenso Amsterdam 1737—47 in 6 kleinen Doppelbänden. Bodenheimer[2]) sagt: „Bis auf den heutigen Tag besitzen wir kein Werk, das morphologische, ökologische und physiologische Probleme in gleicher Harmonie und auf solch breiter Grundlage behandelt." Es ist natürlich nicht möglich, auf dieses umfangreiche, in der Amsterdamer Ausgabe 4361 Seiten und 266 Tafeln umfassende Werk hier näher einzugehen. Die Schädlinge werden in ausgiebiger Weise behandelt. — Ebensowenig ist es durchführbar, hier die Arbeiten C. von Linné (1707—1778) zu würdigen, und es muß auf die Schrift von Bryk, F., Linné als praktischer Entomologe, Stockholm 1924, verwiesen werden. — In den Jahren 1739—1779 erschienen die Abhandlungen der Kgl. Schwedischen Akademie der Wissenschaften, die von G. Kaestner übersetzt in die deutsche Sprache 1749—83 in Leipzig herauskamen. Sie enthalten eine große Anzahl Arbeiten, die für die Landwirtschaft und besonders die Bekämpfung der Schädlinge größte Beachtung verdienen. — Das berühmte Werk Roesel v. Rosenhof, Insekten-Belustigung, Nürnberg 1740—46, mit seinen klassischen Tafeln und Beschreibungen kann nur erwähnt werden. — G. H. Zincke gab in den Jahren 1742—61 die aus 180 Stücken bestehende „Leipziger Sammlung" heraus, die eine Menge hierher gehörender Arbeiten enthält. Ferner ist er der Bearbeiter des viel verbreiteten und reichhaltigen „Allgemeinen ökonomischen Lexikons", das in Leipzig bei J. F. Gleditsch 1731 zum ersten Male, dann häufig erschien und eine außerordentliche Reichhaltigkeit auch an hier interessierenden Artikeln aufweist. — Eine ähnliche Veröffentlichung war das „Hamburgische Magazin", Hamburg 1747—67, Bd. 1—27, und seine Fortsetzung das „Neue Hamburgische Magazin", das in Leipzig von 1767—80

[1]) Hollrung, M., Die Mittel zur Bekämpfung der Pflanzenkrankheiten, 1923, 195.
[2]) Bodenheimer, F. S., Materialien zur Geschichte der Entomologie 1, 416.

mit 20 Bänden herauskam. — Miller, Ph., The Gardeners Dictionary, London 1731 (deutsch, nach der 5. Auflage von G. L. Huth, Nürnberg 1750—58), führt die mit dem Namen „Brand" bezeichneten Krankheitserscheinungen auf Frostwirkung zurück und bringt hiermit eine Wiedergabe der bereits von Hales (siehe oben) ausgesprochenen Ansichten. — Needham, J. T., hat in seinem „An account of some new microscopical discoveries", London 1745, die erste Beschreibung von Wurzelälchen. — Aus dem Jahre 1750 ist weiter zu erwähnen des Vanierius, J., Praedium rusticum, das im 6. Buche die Krankheiten der Bäume und deren Heilmittel bringt (vgl. Jahrb. d. Gesellsch. f. Gesch. u. Lit. d. Landwirtschaft 29, 1930, 12). — Nach Riedel, Kurz abgefaßtes Gartenlexikon, Nordhausen 1751, wird z. B. (S. 420) der „aufwallende Saft als Ursache des Krebses, Baumkrebses, Kanker oder Fresser angegeben". Dieser schädliche Zufall äußert sich an der Rinde, die hin und wieder Buckel bekommt und aufspringt, nach und nach Ast für Ast und endlich den ganzen Baum verdirbt. Als Ursache galt böse Eigenschaft des Erdreichs und die daher entstehenden oder aufwallenden bösen Säfte, die sich zwischen der Rinde entzünden und die dann schwarz aussieht, oder der aufwallende überflüssige geile Saft, der erstickend oder verderbend wirkt. Als Mittel werden empfohlen: Ausschneiden und Bestreichen der Wunde mit Baumwachs oder bei Saftfülle Anbohren des Stammes im Februar und Verkeilen des Loches nach 1—2 Tagen mit einem Holzpflock. Außerdem soll eine starke Wurzel, damit der Saft abziehe, gespalten und das alte Erdreich durch besseres ersetzt werden. Dies als Beispiel. — Baeckner, M. C., ein Schüler von Linné, faßt in seinen „Noxa Insectorum", Holmiae 1752, die schädlichen Insekten nach ökologischen Gesichtspunkten zusammen. Beachtenswert sind wohl die ersten Angaben über die Einschleppung von Schädlingen aus fremden Ländern. — Reichart, Ch., Land- und Gartenschatz, Erfurt 1753—55 und öfters, war ein umfangreiches, beliebtes Werk in 6 Teilen, das auch den Schädlingen große Beachtung widmete. — Gleditsch, J. G., Methodus fungorum, Berlin 1753, sei nur genannt. — In den Jahren 1753—62 kam in Ulm und Memmingen des Balthasar Ehrhart, der auch eine Zugabe zu dem bekannten Kräuterbuche des Adam Lonicer schrieb, Ökonomische Pflanzenhistorie nebst dem Kern der Landwirtschaft, Garten- und Arzneikunst, heraus, in der die Flachsseide *(Cuscuta)* als Schädling genannt wird. — von Hartenfels, A. F., schrieb ein zweibändiges Werk „Neuer Gartensaal", Frankfurt a. M. 1753 (1. Aufl. 1746), welches viele Angaben über Schädlinge und eine Literaturzusammenstellung über das Gebiet des Gartenbaus bringt. — Von einiger Wichtigkeit ist die Schrift von Plaz, A. W., De Plantarum Plethora, Leipzig 1754, die von dem übermäßigen Saftgehalt der Pflanzen, wie Harz, Milchsaft, Kampfer, Gummi, Terpenthin, Traganth usw. handelt. — Aus dem Jahre 1755 verdienen zwei Arbeiten Erwähnung, die sich mit den Krankheiten der Getreidekörner befassen: Tillet, M., Dissertation sur la cause, qui corrompt et noircit les grains de blé, Bordeaux (deutsch: Abhandlung von der Ursache, woher die Körner des Getreides in den Ähren verderben und schwarz werden, Hamburg und Leipzig 1757), und Du Hamel du Monceau, Abhandlung von der Erhaltung des Getreides und besonders des Weizens, übersetzt von J. D. Titius, Leipzig

(französisch: 1753). Im gleichen Jahr begann in Hannover das Erscheinen der „Nützlichen Sammlungen", die von 1759 an den Titel „Hannoversche Beiträge zum Nutzen und Vergnügen" und von 1763 an „Hannoverisches Magazin" führen und eine Fülle einschlägigen Materials bringen. — Battara, A., Fungorum agri Ariminensis historia, Faventiae 1755, bringt bereits ein besonderes Kapitel über den Nutzen und Schaden der Pilze. — Das Werk von Home, F., The principles of agriculture and vegetation, Edinburg 1757 (deutsch von J. C. Wöllner: Grundsätze des Ackerbaues und des Wachstums der Pflanzen, Berlin 1763), versucht eine wissenschaftliche Begründung des Landbaues, behandelt ausführlich die Bodenarten und bringt einen besonderen Abschnitt über die Krankheiten der Pflanzen. — Duhamel du Monceau, H. L., La physique des arbres, Paris 1758, wendet den Frostschäden große Aufmerksamkeit zu und erwähnt, daß die Bäume manchmal von Geschwülsten heimgesucht werden, die um so leichter zu heilen sind, je jünger sie sind. Es löst sich dabei an irgendeiner Stelle des Stammes die Rinde vom Holze, und zwischen beide tritt eine fressende Eiterflüssigkeit. Diese Art Geschwüre nennt man „Krebs". — Rydbeck, E. O., ebenfalls ein Schüler Linnés, ordnet in seiner „Pandora Insectorum" vom Jahre 1758 alle ihm bekannt gewordenen Insekten nach den Nährpflanzen und wird hierdurch einem vielfach geäußerten Wunsche gerecht. — Im Jahre 1761 wurde durch Schultheß, H. H., Vorschlag einiger durch die Erfahrung bewährter Hilfsmittel gegen den Brand im Korn, Abhandlungen der naturforschenden Gesellschaft in Zürich, I, 1761, 497—506, die Verwendung einer 1,5prozentigen Lösung von Kupfersulfat zur Bekämpfung des Weizensteinbrandes empfohlen.[1]) — Einzuschalten wäre hier: Schäffer, J. C., Fungorum qui in Bavariae et Palatinatu circa Ratisbonae nascuntur icones, Ratisbonae 1762, das auf seinen 330 Tafeln auch Kleinpilze berücksichtigt. — Adanson, M., Sur les maladies des plantes, in „Familles des plantes", Paris 1763, teilt wie Tournefort die Krankheiten der Pflanzen ein in solche, die durch äußere und solche, die durch innere Ursachen entstanden. Den parasitären Pilzen wird bereits erhöhtes Interesse entgegengebracht. — Im Jahre 1770 wurde das erste Auftreten der Kräuselkrankheit an Kartoffeln in England bekannt, 1776 kam sie nach Deutschland (Kühn, J., Die Krankheiten der Kulturpflanzen, 1858, S. 200). — Bechstedt, C., Vollständiges niedersächsisches Land- und Gartenbuch, 3 Teile, Flensburg und Leipzig 1772 und 1773. Die Ursache für „Brand" und „Krebs" an den Bäumen wird durch zu dichten Stand erklärt, auch ungünstige Bodenverhältnisse werden dafür verantwortlich gemacht. Gedacht muß hier noch werden: Lüders, P. E., Bedenken über das Unkraut, Flensburg 1772, und Schirach, A. G., Natürliche Geschichte der Erd-, Feld- oder Ackerschnecken, nebst einer Prüfung aller bisher bekannten Mitteln wider dieselben, Leipzig 1772. — Scopoli, J. A., Dissertationes ad scientiam naturalem pertinentes, Prag 1772, beschäftigt sich speziell mit den subterranen Pflanzen. — Eines der bedeutsamsten landwirtschaftlichen Sammelwerke, welches die Schädlinge ebenfalls in ausführlicher Weise mitbehandelt, ist die von J. G. Krünitz herausgegebene „Ökonomische

[1]) Trappmann, W., Schädlingsbekämpfung, 1927, 307.

Encyklopädie oder allgemeines System der Land-, Haus- und Staatswirtschaft in alphabetischer Ordnung". Sie erschien in Berlin in den Jahren 1773—1858 und umfaßt 242 Bände. 187 dieser Bände sind mit je einem Bilde einer um die Landwirtschaft verdienten Persönlichkeit geziert. Zallinger, J. B., De morbis plantarum, Oeniponti 1773, wurde vom Grafen von Auersperg unter dem Titel „Abhandlung über die Krankheiten der Pflanzen, Augsburg 1779, in die deutsche Sprache übersetzt. Zallinger versucht in dem seiner Schrift zugrunde gelegten System, die Bezeichnungen aus der menschlichen Medizin auf die Krankheiten der Pflanzen zu übertragen. Er nimmt fünf Klassen an: 1. *Phlegmasiae* oder *Entzündungskrankheiten;* 2. *Paralyses seu Debilitates,* lähmende Gichten oder Entkräftungen; 3. Abflüsse und Ausleerungen; 4. *Cachexiae,* üble Leibesbeschaffenheit; 5. Hauptmängel der Teile. — Es folgt zeitlich nun die bedeutsame Veröffentlichung von Fabricius, J. C., Forsøg til en Afhandling om Planternes Sygdomme in Kong. Norske Videnskabernes Selskabskrifter. femte Deel. Kjøbenhaven 1774. Der Verfasser teilt ein: I. Hauptgruppe, *Ufrugtbargiørende Sygdomme,* d. h. zur Unfruchtbarkeit führende Störungen, dabei ein Abschnitt „*Dovhed*" gegliedert in *D. af Regen, af Kulde, af Røg* usw., was etwa mit Unbehagen bei Regen, Kälte und Rauch wiederzugeben wäre. II. Hauptgruppe: *Udtaerende Sygdomme,* d. h. Auszehrung mit den Abschnitten „*Qvaelelse*" Verspillerung (Etiolement) durch „*stedets Inslutning*", zu dichtem Stand, und Mangel („*paa Lys*") an Licht durch Schlingpflanzen und Insektenschäden. Hiervon wird eine andere Gruppe: „*Taering*" (*Tabes*) Auszehrung abgetrennt, bei der das Kränkeln durch Nährstoffmangel, ungeeignete Bodenverhältnisse, zu starke Verdunstung nach dem Verpflanzen usw. besprochen wird. Die III. Hauptgruppe beschäftigt sich mit „*Flydende Sygdomme*", also Saftflüssen, zu denen auch der Honigtau gerechnet wird. In der IV. Hauptgruppe befinden sich die „*Raadnende Sygdomme*", etwa Weichfäulen, verjauchenden Bakteriosen oder Rotzen entsprechend. Unter den Ursachen figurieren auch die „*Snylte-Planterne*", die parasitären Pilze. In der V. und VI. Gruppe werden die Wunden, Frostspalten, Gallen und Monstrositäten abgehandelt. — Das Werk Bonnet, C.,

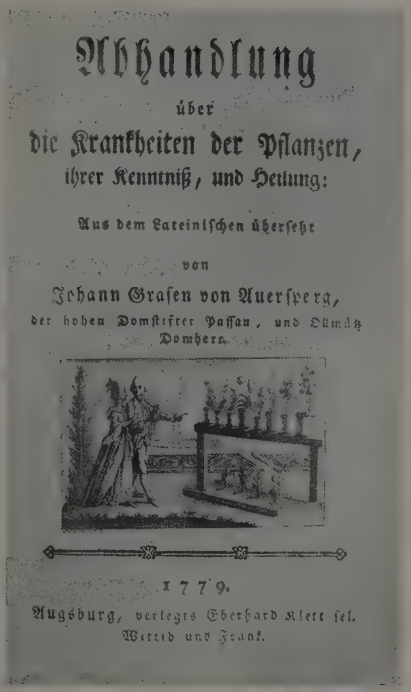

Abhandlung
über
die Krankheiten der Pflanzen,
ihrer Kenntniß, und Heilung:
Aus dem Lateinischen übersetzt
von
Johann Grafen von Auersperg,
der hohen Domstifter Passau, und Olmütz
Domherr.
1779.
Augsburg, verlegts Eberhard Klett sel.
Witwe und Franz.

Abb. 6. Auersperg, Abhandlung über die Krankheiten der Pflanzen. Augsburg 1779. Titelblatt.

Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Neufchâtel 1779—83 (deutsch 1783—85), muß hier der Entdeckung der Parthenogenese der Blattläuse wegen genannt werden. Gmelin, J. F., Abhandlung von den Arten des Unkrautes auf den Äckern in Schwaben ... Nebst einer Zugabe von der Ausrottung desselben, Lübeck 1779. Breitenstein, J. P., verfaßte eine beachtenswerte Arbeit über die „Naturgeschichte des Sperlings teutscher Nation", Gießen 1779. — Buillard, P., Herbier de la France, Paris 1780—95, bringt 600 Tafeln, auf denen unter anderem für hier wichtig die Pilzgattungen *Mucor*, *Trichia*, *Sphaerocarpus*, *Nidularia* und *Hypoxylon* abgebildet werden. — Glaser, J. F., Physikalisch-Oeconomische Abhandlung von den Schädlichen Raupen der Obstbäume, Leipzig 1780. Eine überaus wertvolle und an eigenen Beobachtungen reiche Veröffentlichung. Der k. k. Rat F. J. Märter, Mitglied der ökonomischen Gesellschaft, schrieb „Die Obstbaumzuchten, nebst einem Verzeichniß aller Bäume, Stauden und Buschgewächse, Wien 1781 (II. Aufl. 1785, III. Aufl. 1795), in welchem Angaben über Schädlinge der Obstbäume angeführt werden. — Weiter förderte die Kenntnis der Pilze: Batsch, A. J. G. K., in seinem „Elenchus fungorum", Halae 1783, und für die Brandpilze ist von Wichtigkeit: Tessier, Traité des maladies des graines, aus demselben Jahre. — 1787 erschien in Halle ferner von Batsch dessen „Versuch einer Anleitung zur Kenntnis und Geschichte der Pflanzen". Er gibt darin auch eine Übersicht der Krankheiten und teilt diese ein in solche, die durch „Verderbnis der festen und flüssigen Theile", und solche, die „durch Thiere und Gewächse" verursacht werden. Die Kleinpilze finden bei den Genannten ihre Stellung in der ersten Abteilung, getreu der Ansicht, daß diese Organismen nichts Selbständiges, sondern Entwicklungsformen der höheren Pflanzen seien. So spricht Batsch auch von der „brandigen Veränderung des Wesens" wie dem Zerfall des Gewebes in ein Pulver bei *Ustilago* oder der Umbildung des Gewebes in eine schwammige oder hornartige Masse wie beim Mutterkorn und *Clavus*. Als Preisschrift kam heraus: Mund, G. G. F., Vom Unkraute, Leipzig 1787. — Seetzen, U. J., behandelt in seinem „Systematum generaliarum de morbis plantarum brevis dijudicatio, Goettingen 1789, die Geschichte der Systematik der Pflanzenkrankheiten. — In den Jahren 1790—91 kam die wertvolle und an eigenen Beobachtungen reiche Arbeit: Tode, H. J., Fungi Mecklenburgensis selecti, in Lüneburg heraus. Von Krankheitserregern umfaßt sie in guten Abbildungen die Gattungen *Acrospermum*, *Ascophora*, *Helotium*, *Hysterium*, *Pilobolus*, *Stilbum*, *Tubercularia*, *Vermicularia* und *Volutella*. — Das Büchelchen: Forsyth, W., Observations on the diseases ... of fruit and forest trees, London 1791 (deutsch von G. Forster, Frankfurt a. M. 1801), enthält hauptsächlich die Angabe eines von dem Verfasser erfundenen Baummörtels, wofür ihm 3000 Pfund Sterling bezahlt wurden, der zusammengesetzt war aus frischem Kuhmist 1 Teil, Kalkschutt von Zimmerdecken und Holzasche je $\frac{1}{2}$ Teil und Flußsand $\frac{1}{16}$ Teil. — v. Crönfeld, C. F., Von der gäntzlichen Ausrottung des Menschen und Vieh, Gärten, Feldern, Wiesen, Bäumen, Früchten, Blumen und Pflanzen schädlichen Ungeziefers ... Leipzig 1794, kann nur genannt werden. — Petzold, C. P., Mittel, die uns schädlich werdenden Raupen zu vermindern ... Coburg 1794, ist eine recht ausführliche Abhandlung, in der eine große Anzahl Bekämpfungs-

verfahren zusammengetragen sind. Ein Buch, welches sich speziell mit Pflanzenkrankheiten beschäftigt, ist, Plenk, J. J., Physiologia et pathologia plantarum, Wien 1794, welches 1795 und 1818 in deutscher Übersetzung herauskam. Dasselbe behandelt die Krankheiten sämtlicher damals wichtigen Kulturpflanzen und bringt viele eigene Beobachtungen. Der so sehr um den Obstbau verdiente Christ, J. L., Pfarrer zu Kronberg im Taunus, bringt in seinem „Handbuch über die Obstbaumzucht und Obstlehre", Frankfurt a. M. 1794, zwei umfangreiche Kapitel über Krankheiten und Schädlinge. Es werden darin behandelt: Ameise, Aussatz (Räude), Baumlaus, Baumwanze, Blattlaus, Blitz, Brand, Engerlinge, Fliege, Frost, Gummifluß, Hase, Höhenrauch, Honigtau, Krebs, Kröte, Maikäfer, Maulwurf, Maus, Moos, Raupen, Rebenstecher, Regen, Rüsselkäfer, Schnecken (Schnegel), Schrotwürmer (Holzwürmer), Unfruchtbarkeit, Vögel und Wespen, womit die Kenntnisse für das Gebiet des Obstbaues der damaligen Zeit erschöpft sein dürften. — Im nächsten Jahre folgte: Schreger, B. N. G., Erfahrungsgemäße Anweisung zur richtigen Kenntnis der Krankheiten der Wald- und Gartenbäume, Getreidearten, Futterkräuter, Küchengewächse und Blumen nebst den bewährtesten Mitteln dagegen, Leipzig 1795. Auch in diesem Werke finden sich eigene Beobachtungen. Eine mehr spezialisierte Arbeit ist Ehrenfels, J. M. Ritter von, Über die Krankheiten und Verletzungen der Frucht- oder Gartenbäume, Breßlau, Hirschberg und Lißa 1795. Dasselbe zerfällt in verschiedene Abteilungen, von denen die erste von den Krankheiten und Beschädigungen der Bäume überhaupt, die zweite von der Lehre der allgemeinen Krankheiten der Gartenbäume, die dritte von den besonderen Krankheiten der Obstbäume handelt. Der Anhang bringt die in der Krankheitslehre verordneten Arzneimittel. Dieser Teil umfaßt 25 Nummern. Beachtenswert ist die Empfehlung der Elektrizität als Abtötungsmittel für Insekten: „Um diese Thiere mit Erfolg zu tödten, wenn sich ihre Verwüstungen zeigen . . . darf man nur eine elektrische Kette, die blos aus zwei Stücken Eisendraht besteht und einen Einschnitt in den Theil des Baumes machen, wo man vermutet, daß das Insekt sitzt. Bringt man nun hier die sogenannte Leidensche Verstärkung an, so wird sie gewiß das Ungeziefer in seinem Schlupfwinkel tödten". Auch das Einbringen von Quecksilber in Stamm oder Äste wird zur Vertilgung von Insekten empfohlen. Man mache mit einem Schusterpfriemen mehrere Löcher, bringe das Quecksilber hinein und verkeile sie mit hölzernen Nägeln. — Auf zwei umfangreiche Werke mit kolorierten Kupfertafeln, die viele Schädlinge zur Darstellung bringen, kann nur hingewiesen werden: Wilhelm, G. T., Unterhaltungen aus der Naturgeschichte, Augsburg 1792—1824, und Sturm, J., Deutschlands Flora und Fauna, Nürnberg 1798—1853. Für die Forstwissenschaft von Wichtigkeit ist Zinken, G. F. D., Naturgeschichte der Waldinsekten, nebst Anweisung zu ihrer Vertilgung, Weimar 1798. Erwähnt sei ferner: Neumann, J. D., Der ökonomische Hausarzt beym Feld- und Gartenbau, Passau 1798, ein Buch von 279 S., welches in Kap. 1 die Krankheiten und Zufälle des Getreides; in Kap. 2 die der Futterkräuter; in Kap. 3 die der Küchengewächse; in Kap. 4 die der Obstbäume; in Kap. 5 die der Waldbäume; in

Kap. 6 die der Blumen; in Kap. 7 die des Hopfens und in Kap. 8 die des Weinstockes behandelt.

1800—1880. — Mit dem Beginn und im Verlauf des 19. Jahrhunderts nahmen die Kenntnisse von den Pflanzenkrankheiten und ihren Erregern einen ungeahnten Aufschwung, und damit schwoll die Zahl der Veröffentlichungen der diesbezüglichen Arbeiten ins Ungeheure, so daß weiterhin nur Andeutungen gegeben werden können. Genannt seien: Bauer, J. L., Versuch eines Unterrichts für den Forstmann zur Verhütung von Waldverheerungen durch Insekten, Erlangen 1800—01 in drei Bänden. Das Werk ist mehr kompilatorischer Art, bringt aber viel. Dann Ewig, J. J., Über Verderbnis der Waldungen, insbesondere Fichtentrockniß und Raupenfraß, mit Hinsicht natürlich angewandter Mittel, Prag 1800, und endlich: Smith, R., Handbuch zur Vertreibung der schädlichen vierfüßigen Thiere, aus dem Englischen übersetzt, Hannover 1800. Das Original erschien 1786 in London. Der Verfasser war Rattenfänger im Dienste der Kgl. Großbritannischen Prinzessin Amalia. Der Übersetzer betont, daß es in Deutschland keine Rattenfänger gäbe, die dieses Prädikat verdienten. Es werden für heutige Verhältnisse meist seltene Tiere behandelt, und kommen für jetzt von den beschriebenen höchstens Ratten, Eichhörnchen, Maus, Maulwurf, Hamster, Raben und Elstern in Betracht. Interessant sind die auf den beigegebenen Tafeln abgebildeten Fallen. — Aus der Fülle der damals erschienenen Literatur sei ferner erwähnt: Beschreibung und Abbildung einer Maschine, durch welche man vermittelst Schwefelrauchs auf eine ebenso wohlfeile als leichte Art die Feldmäuse, Maulwürfe usw. gänzlich ausrotten kann, Leipzig 1801. Für die Unkrautbekämpfung ist von Wichtigkeit: Maucke, J. G., Grasbüchlein oder Anweisung, die schädlichsten und nützlichsten Gräser zu kennen, jene auszurotten ... diese zu vermehren ... Leipzig 1801. Den Abbau der Kartoffeln behandelt: Stockmar, Prediger, Über den verderblichen Mißwachs oder die unfruchtbare Abartung unter den seit langen Zeiten hier bekannten Speisekartoffeln, dessen Ursachen, Vertilgung dieses Übels und Maßregeln zur Verhütung der Wiederkehr, Berlin 1801. Die Kenntnis der Pilze machte weitgehende Fortschritte, und für viele Jahre blieb maßgebend: Persoon, C. H., Synopsis methodica fungorum, Göttingen 1801. — Auch im folgenden Jahr kam wieder eine ganze Anzahl meist kleiner Bücher heraus, welche sich allgemein mit der Schädlingsbekämpfung befaßten. Genannt seien: Gros, J. F. C., Abhandlung über den Ruß oder Brand und anderen Mißwachs im Getreide, nebst Angabe der Mittel, durch welche ... abgeholfen werden kann, Heilbronn 1802, und Werner, J., Art und Weise, das Ungeziefer ohne Gift zu vertilgen, Breslau 1802. Von viel höherem Wert ist das Buch: Christ, J. L., Pomologisch-theoretisch-praktisches Handwörterbuch, Leipzig 1802, eine recht gute und ausführliche Arbeit in alphabetischer Reihenfolge, die auch die Schädlinge in größeren Abschnitten berücksichtigt. — Recht zahlreich waren die Abhandlungen über Witterungsverhältnisse. Erwähnt seien: Cadet de Vaux, A. A., De la taupe, de ses mœurs, de ses habitudes etc., Paris 1803, deutsch von Leonhardi, Leipzig 1805, eine recht gute Abhandlung über den Maulwurf. Keller, J. L. A., Abhandlung über den Mai- oder Spätfrost nebst einem Mittel, wodurch diesem so allgemein verheerenden Übel sicher

begegnet werden kann. Hadamar 1803. — Das nächste Jahr brachte Pickel, G., Die diesjährigen Wetterbeobachtungen im Früh- und Spätjahre in bezug auf die allenfalls nötige Räucherung und Schützung der Weinberge gegen den verheerenden Frost, Bamberg 1804. Über die Forstinsekten schrieben: Bechstein, J. M., und Scharfenberg, G. L., Vollständige Naturgeschichte aller schädlichen Forstinsekten, Leipzig 1804—05, in drei Bänden. Eines Treibhausschädlings wird gedacht durch Sachs, H., Den der Treiberei so schädlichen Kanker oder die kleine Spinne zu vertilgen, Berlin 1804. — Erwähnt sei noch das Werk von Geiger, F. X., Die Krankheiten und Feinde der Obstbäume, nebst den Mitteln, erstere zu heilen und letztere unschädlich zu machen, München 1804, das meist praktische Erfahrungen bringt. — Im folgenden Jahre erschien ein Buch, welches auf die Wichtigkeit der Vögel als Nützlinge hinwies: Orphal, W. C., Ornithologisches Taschenbuch für Forstmänner und Gartenfreunde oder Naturgeschichte aller Insekten vertilgende Vögel Deutschlands, die zur Abwendung der Wald- und Gartenverheerung durch Raupen gehegt werden dürfen, Erfurt 1805. Ähnliche Bestrebungen in bezug auf nützliche Insekten enthält die Arbeit: Beyer, Einige die Raupen vertilgende Insekten in Neues Wittenberger Wochenblatt, 1805, S. 83—84. Die Schädlinge der Nutzhölzer werden behandelt in Huber, C., Vollständige Naturgeschichte aller in Deutschland einheimischen Bau- und Baumhölzer, in besonderer Hinsicht auf alle Feinde, München 1805—08, zwei Bände. — Eine der ersten Arbeiten, die auf den Wirtswechsel der Pilze Bezug nimmt, ist: Windt, L. L., Der Berberitzenstrauch, ein Feind des Wintergetreides, zum Beweis seiner Schuld an dem sogenannten Befallen des Getreides, Hannover 1806. — Ein Jahr später schrieb Werneck, L. F. F., Freiherr von, einen „Versuch einer Pflanzenpathologie und Therapie", Mannheim und Heidelberg 1807 als einen „Beitrag zur höheren Forstwirtschaft". Dem Getreidebrand widmete Prévost, J. B., in seinen „Mémoire sur la cause immédiate de la carie au charbon des blés et de plusieurs autres maladies des plantes, Montauban 1807, besondere Aufmerksamkeit und brachte eine wissenschaftliche Beschreibung des Weizensteinbrandes. Er beschreibt auch die fungizide Wirkung des Kupfers, als er, mit Brandsporen, experimentierend, diese in vorher abgekochtem Wasser zur Keimung bringen wollte und beobachtete, daß sie in einem Wasser, welches in einem kupfernen Kessel gekocht worden war, nicht auskeimten. — Re, F., Saggio teoretico-pratico sulle malattie delle piante, Venedig 1807, erlebte auch eine deutsche Übersetzung durch Ströhlin, D., Über die Krankheiten der Pflanzen, Stuttgart und Tübingen 1821. — Der bekannte Pomologe J. L. Christ schrieb: „Die Krankheiten, Feinde und Übel der Obstbäume und ihre Abhülfe, nebst Vorschlägen die Obstkultur zu befördern", Frankfurt 1808. — Gedacht sei auch der Schrift: Siemssen, A. Ch., Naturgeschichte des Hausschwamms, Leipzig 1809, die wohl die erste Sonderveröffentlichung über den Gegenstand sein dürfte. Trotzdem die mikroskopische Optik noch kein tieferes Eindringen in das Wesen der Kleinpilze erlaubte, nahmen die Untersuchungen in dieser Beziehung doch einen erfreulichen Fortgang. Dies äußert sich besonders in der Arbeit von Link, H. F., Observationes in Ordines plantarum naturales in den Schriften naturforschender Freunde zu Berlin 3, 1809 10. — Die Spezialliteratur

greift auch auf das Gebiet der Blumen über: Abbildung, Beschreibung und Naturgeschichte der Nelken; nebst einem Anhang ... wie man sie vor Krankheiten bewahren kann, Augsburg 1810, und weiter sei eines Werkes gedacht, in dem die Schädlinge der Sammlungen behandelt werden: Greve, A., Kurzgefaßte Naturgeschichte der schädlichen Insektenarten, nebst den bewährten Mitteln zu ihrer Vertilgung ... für Besitzer eines Naturalienkabinets Osnabrück 1810. — Gelobt wird die Schrift: v. Brandenstein, F. W., Fauna oeconomica, oder Beschreibung und Abbildung der wichtigsten Insecten und Würmer, deren Kenntnis den Haus- und Landwirthen besonders nöthig und nützlich ist, Nürnberg 1811. Beachtenswert sind auch folgende Spezialarbeiten: Hemmer, J. S. P., Geschichte des schädlichen Blütenwicklers, oder der Blüthenraupe des Frostschmetterlings, Phalaena brumata, Coburg 1811, und Nenning, S. V., Über Tinea uvae, ein den Weintrauben höchst schädliches, vorzüglich auf der Insel Reichenau bei Constanz einheimisches Insekt, Constanz 1811. — Hingewiesen sei auf Spence, W., On the disease in „Turnips" terned in Holderness „fingers and toes", Hull 1812. — Jäger, G. F., Über die Mißbildungen der Gewächse, Stuttgart 1814, behandelt dieselben an Stamm, Wurzel, Blättern, Blüten, Frucht und in einem besonderen Abschnitt die Resultate, die sich aus der Vergleichung der verschiedenen Mißentwicklungen der Pflanzen untereinander und mit den bei Tieren beobachteten ergeben. — Mit dem Schutz nützlicher Tiere befaßt sich: Franz, F. C., Aufruf an die Polizey-, Forst- und Schulbehörden zur unnützen Verfolgung verschiedener Vögel und anderer Tiere, deren sich die Natur nach einer weisen Einrichtung zur Erhaltung ihres Gleichgewichts sehr zweckmäßig bedient, Dresden 1816. In demselben Jahre verfaßte G. C. L. Hempel, Pastor zu Zedlitz, eine Schrift: „Der pomologische Zauberring, oder das sicherste Kunstmittel, die Obstbäume zum Fruchttragen zu zwingen, Leipzig 1816 (2. Aufl. 1820). Es handelt sich hierbei um die Anbringung einer Astringelung, also eine Reizausübung, die in vielfacher Weise hier und da auch heute noch geübt wird. In einem Sonderabschnitt wird die Methode als ein Mittel empfohlen, in der Wurzel krank werdende Bäume vor dem Tode zu retten und ihnen eine neue Stammwurzel zu geben, weshalb die Schrift hier erwähnt sei. — Werke über Mißbildungen bei Pflanzen sind schon genannt worden. Hier folgt: Hopkirk, T., Flora anomala, Glasgow und London 1817. Der Großherzoglich Badische Medizinalrat Dr. J. N. Sauter gab eine „Beschreibung des Getreideschänders *(Tipula cerealis)*, eines dem Getreidebau höchst schädlichen Insektes", Winterthur 1817, heraus. Das Tier schadete 1813 und in den folgenden Jahren besonders stark im Hegau und wurde dort Roter Korn- oder Gerstenwurm, Korn- oder Gerstenmade genannt. Oberamtsarzt Dr. Tritschler-Biberach hängte der Schrift noch einen Nachtrag an. Hier wäre weiter zu gedenken des Werkes: Nees v. Esenbeck, C. G., Das System der Pilze und Schwämme, Würzburg 1817, das besonders auch den Kleinpilzen Beachtung schenkt. — Auf 20jährige eigene Erfahrungen stützt sich Burdach, C. G., Systematisches Handbuch der Obstbaukrankheiten, Berlin 1818. Es enthält Angaben über Erkenntnis, Verhütung und Heilung aller den Obstbäumen nachteiligen Beschädigungen. Für die Forstwirtschaft von Wichtigkeit ist Bechstein, J. M., Die Forst- und Jagdwissenschaft in allen ihren Teilen, Gotha 1818, wo man im

zweiten Bande Angaben über die schädlichen Forstinsekten findet, nebst Verhütungs- und Vertilgungsmittel. Das Werk von Wredow, J. C. L., Gartenfreund oder vollständiger auf Theorie und Erfahrung gegründeter Unterricht über ... Küchen-, Obst- und Blumengarten, Berlin 1818 (9. Aufl. 1859), enthält auch Angaben über Schädlingsbekämpfung, besonders bei den Obstbäumen. — Einzelbeschreibungen von Schädlingen werden häufiger: Buhle, C. A., Versuch einer Naturgeschichte der schädlichen Feldmaus, Leipzig und Merseburg 1819, gehört hierhin, und Tenzel, F. B. R., Beschreibung einer besonderen Pflanzenkrankheit, Kempten 1819 (Erlangen 1821), berichtet von einem Befall der *Buddleja globosa*, durch einen Pilz, den er *Mucor Scoparius* nennt. In seiner Einleitung sagt er für die damalige Zeit: „Sowohl die Krankheitslehre als die Heilkunde des Pflanzenreichs sind beinahe unbearbeitete Fächer." Der bereits im Jahre 1753 erwähnte Land- und Gartenschatz von Reichart kam 1819—21 in sechster (und letzter) Auflage durch H. L. W. Völker heraus. Bei den Beizmitteln für Samen werden angeführt: Mistjauche, Aschenlauge, Kalk und Salz, Koch- und Glaubersalz, Bittersalz, Eisenvitriol, Salpeter, Schwefel, Salz-, Salpeter- und oxydierte Salzsäure, also bereits eine recht ergiebige Auswahl. — Erwähnt muß weiter werden: Leuchs, J. C., Vollständige Naturgeschichte der Ackerschnecke, nebst Anleitung zur Anwendung sicherer und erprobter Mittel zur Verhütung der starken Vermehrung und zur Vertilgung derselben. Nebst einem Anhange, enthaltend eine Darstellung der Mittel zur Vertilgung aller schädlichen Thiere, Nürnberg 1820 (und öfters). Es handelt sich um eine gekrönte Preisschrift. — Im Jahre 1821 wurde das Schwefeln von H. Robertson gegen Mehltau am Pfirsich empfohlen.[1]) Buhle, C. A., schrieb eine „Naturgeschichte des Hamsters, nebst Angabe mehrerer Mittel zu seiner Verminderung, besonders einer neuerfundenen Falle", Leipzig 1821. Hauenschild, S., brachte eine „Abhandlung über den Ringelschnitt an den Weinreben, als dem sichersten Mittel, das Abfallen der Trauben bey nasser und kalter Blüthenzeit zu verhüten", Wien 1821, heraus. Eine wichtige Veröffentlichung zur Förderung der Kenntnisse über die Brandpilze des Getreides ist: Fries, E. M., Om Brand och Rost på wäxter, jemte fullständig underrättelse om deras kännetecken, orsäker skada samt medel till dess förekommande, Lund 1821. Derselbe Verfasser gab um die gleiche Zeit sein klassisches Werk „Systema mycologicum", Lund 1821 (Greifswald 1821—32), heraus, welches in scharf begrenzter Weise die Gattungs- und Artdiagnose der sämtlichen damals bekannten Pilze umfaßte. — 1823 erschien: Bauer, Microscopical observations on the Vibrio Tritici *(= Tylenchus tritici)*, London 1823. In demselben Jahr begann Greville, R. K., Scottish cryptogamic Flora or coloured figures and descriptions of cryptogamic plants belonging chiefly to the order Fungi, Edinburg 1823—29, welche besonders den Kleinpilzen weitgehende Beachtung schenkt. Der in Mannheim als Arzt tätige F. W. L. Suckow lieferte eine beachtenswerte Arbeit „Naturgeschichte des Maikäfers", in den Verhandlungen des Badischen Landwirtschaftlichen Vereins, Ettlingen 1823, Heft 12 (auch separat: Karlsruhe 1824). — Ein Buch, das viele Auflagen erlebte,

[1]) Trappmann, W., Schädlingsbekämpfung, 1927, 114.

war: Dralet, M., L'art du taupier, ou méthode amusante et infaillible de prendre les taupes, Paris 1824, und deutsch unter dem Titel: „Der untrügliche Maulwurfsfänger", Weimar 1825. Mit der Eiche beschäftigte sich: Fuchs, J., Vollständiges Lehrbuch, die Eiche natürlich, künstlich und schnell wachsend zu erziehen; mit ... Kennzeichen der kranken Bäume und schädlichen Thiere, Vögel, Insekten und Mittel zu ihrer Vertilgung, Brünn 1824. Angeblich neue Mittel bringt: Kupfer, C. A., Neu erfundene praktisch bewährte Hülfsmittel zur Vertilgung der Ratten, Hamster, Haus- und Feldmäuse, ingleichen für Erdflöhe, Schnecken und Brand im Weizen, Leipzig 1824. Von großer Bedeutung waren die ausgezeichneten Beobachtungen des Chorherrn des Stiftes von St. Florian J. Schmidberger: Leichtfaßlicher Unterricht von der Erziehung der Obstbäume, gegeben in einer kritischen Darstellung des gegenwärtigen Zustandes der Obstbaumzucht in Österreich ob der Enns. Mit einem Anhang von der Naturgeschichte einiger den Obstbäumen schädlichen Insecten, Linz 1824. Ich komme im Jahre 1837 noch einmal auf den Genannten zurück. Dem Forstgebiet gehört die Arbeit an: Walther, M., Bemerkungen über die Verheerungen des Fichtenrüsselkäfers *(Curculio pini L.)* und einige Hülfsmittel zur Vertilgung desselben, Carlsbad 1824. — 1825 beschrieb J. N. v. Schwerz in seiner „Anleitung zum praktischen Ackerbau", 2 Bde. 1823—28, die Stockkrankheit des Roggens, ohne allerdings die Älchen gesehen zu haben. — Wohl eine der ersten Sonderarbeiten über die Bekämpfung der Blutlaus ist: Bosc d'Antic, L. A. G., Note sur l'emploi de l'huile pour détruire le puceron lanigère, Ann. Agr. Franc. (2) 32, 1825, 378—379. Krutsch, K. L., behandelt die Frage „Geht der Borkenkäfer Dermestes typographus nur kranke oder auch gesunde Bäume an?" Eine Aufforderung an praktische Forstmänner, diese Streitfrage einer neuen und strengen Prüfung zu unterwerfen, Dresden 1825. Mit Witterungserscheinungen befaßt sich die Schrift: Schabel, A., Über Hagelgewitter und Hagelableitung, Ellwangen 1825. — Auf eigene 40jährige Erfahrung begründet war die Arbeit: Roller, S. D., Von den schädlichen Obstraupen und den sichersten Mitteln, sie zu vertilgen, Dresden 1827. Den schon oben lobend erwähnten Arbeiten von Schmidberger folgten: Beiträge zur Obstbaumzucht und zur Naturgeschichte der den Obstbäumen schädlichen Insekten, 4 Hefte, Linz 1827—36. — Im rheinischen Weinbaugebiet wurde zum Schutze gegen Frostgefahr die Aufstellung von Räucherungsgefäßen empfohlen. Ein derartiges „Rauchhäuschen" wurde im „Journal des Rheinländischen Weinbaues für denkende Ökonomen" herausgegeben von J. Hörter, Coblenz 2, 1828, 30—38, beschrieben und abgebildet. Eine größere Arbeit über die Heuschrecken lieferte Körte, H. F. F., Die Strich-, Zug- oder Wanderheuschrecke, ihre Beschreibung, Verheerung in jetzigen und früheren Zeiten und die Mittel zu ihrer Vertilgung, Berlin 1828, während aus Italien eine Abhandlung über den Maisbrand bekannt wurde: Losana, M., Saggio sopra il carbone del Mais, Torino 1828. — Buhle, C. A., behandelt in seiner Arbeit „Der Maulwurf und die Maulwurfsgrille, Naturgeschichte beider Thiere, nebst den besten Mitteln zu ihrer Verminderung, Leipzig 1829, zwei wichtige Schädlinge, und Jacobsen, J., berichtet in seiner Dissertation: De Phalaena noctua gamma et de vastationibus, quae per ejus erucam in Prussia orientali apud Varmios (Ermeland) praecipue Lino usitatissimo illatae sunt.

Regimontii 1829, über die Schäden der Gammaeule am Lein in Ostpreußen. — Die Obstschädlinge aus der Gegend von Preßburg beschreibt: v. Ballus, T., Beschreibung der den Obstbäumen in hiesiger Gegend schädlichsten Raupenarten, nebst Hindeutungen zu deren allmählichen Vertilgung und Unschädlichmachung, Preßburg 1830. Forstschädlinge behandelt: Thiersch, E. L., Die Forstkäfer, oder vollständige Naturgeschichte der vorzüglichsten, den Gebirgsforsten schädlichen Insekten, hauptsächlich der Borkenkäfer mit Angabe der Mittel zu ihrer Vertilgung, Stuttgart 1830. — Köppen brachte eine Zusammenstellung über die „Schädlichen Insekten Rußlands", St. Petersburg 1830, heraus. Nach Kühn[1]) trat die Trocken- oder Stockfäule an den Kartoffeln in demselben Jahre zum ersten Male in der Eifel auf. — Die Arbeiten über schädliche Forstinsekten mehren sich, es erscheinen: v. Bülow-Ruth, Neue Beobachtungen über die Nonne, Phalaena monacha, und über die zweckmäßigen Mittel, ihre Ausbreitung zu verhindern, Stettin 1831, und derselbe: Neue Beobachtungen über den Kiefernspinner, ebenda 1831. Besonders wertvoll für die Weiterentwicklung der Untersuchungen auf dem Gebiete der Pflanzenkrankheiten waren: Krombholz, J. V., Naturgetreue Abbildungen und Beschreibungen der eßbaren, schädlichen und verdächtigen Schwämme, Prag 1831, und Wallroth, K. F. W., der in seiner „Flora cryptogamica auctore", Nürnberg 1831—33, die Abteilung über die Pilze selbst bearbeitet hat. Auf meist eigenen Erfahrungen begründet ist die Schrift: Siemer, J. G. F., Bewährtes Schutzmittel, Obstgärten und Plantagen gegen die Verheerungen der Spaniol- und Baumweißlingsraupen zu sichern und tragbar zu erhalten; auf mehrfache Beobachtung und Erfahrung gegründet, nebst noch einem probaten Mittel, Edelreiser und andere Stämme gegen Vieh- und Wildfraß zu schützen, Sondershausen 1831. — Aus dem Jahre 1832 ist bekannt, daß Dombasle zur Beizung von Getreide gegen Steinbrand Glaubersalz verwendete[2]) eine Methode, die auch früher bereits Eingang fand. Das große Werk von Burmeister, H., Handbuch der Entomologie, Berlin 1832—55, begann zu erscheinen, ist jedoch mehr kompilatorischer Natur. Der Unkrautbekämpfung galt: Meyer, Dr., Anleitung zur Unterdrückung und Verminderung des Duwocks, Hannover 1832. Schließlich wäre noch zu erwähnen: Hammerschmidt, C. E., De Insectis agriculturae damnosis utilibusque, Vindobonae 1832. — Ein recht gutes Büchelchen von 176 Seiten ist: Bouché, P. F., Naturgeschichte der schädlichen und nützlichen Garten-Insekten und die bewährtesten Mittel zur Vertilgung der ersteren, Berlin 1833. Verfasser betont in der Vorrede, daß eine ähnliche Schrift für Garten-Insekten seither nicht existierte, „auf die Einleitung folgen die Beschreibungen der Arten, und zwar nach Klassen und Ordnungen und . . . zugleich die bekannten und wirklich bewährten Vertilgungsmittel". Nicolai, A. H., bringt eine ausführliche Arbeit über „Die Wander- oder Prozessionsraupe *(Bombyx processionea)* in naturhistorischer, landespolizeilicher und medicinischer Hinsicht, Berlin 1833. Die wertvollste Veröffentlichung jener Zeit ist jedoch Unger, F., Die Exantheme

[1]) Kühn, J., Die Krankheiten der Kulturgewächse, Berlin 1858, 202.
[2]) Hollrung, M., Die Mittel zur Bekämpfung der Pflanzenkrankheiten, 1925, 154.

der Pflanzen und einige mit diesen verwandte Krankheiten der Gewächse, Wien 1833, mit sieben, von dem Autor sehr sorgfältig entworfenen Tafeln. Unger hat in seinen Nebenstunden zehn Jahre lang sich mit dieser Arbeit beschäftigt. Er war Arzt, was seine Beobachtungen entschieden beeinflußte. Einige Stellen aus der Einleitung seien hier wiedergegeben: „... wie sich das Kosmische, Elementarische als Älterliches oder Vorbildliches zu dem Organischen, Kindlichen, Gegenbildlichen verhält, ebenso der Organismus zur Krankheit, die nichts anders als ein zweyter, niederer Organismus ist, dessen Elemente schon in einem anderen höheren verborgen liegen" und weiter: „Die meisten Krankheiten der Pflanzen spielen in den Säften ... Die fehlerhafte Ausbildung und die zahlreichen Abnormitäten im chemischen Vorgange des Nahrungssaftes, sowie ähnliche Fehler des höher belebten Lebenssaftes, sind die Ursache von unzähligen Krankheiten, die sich durch mangelhafte Ausbildung der Pflanzensubstanz, durch Anhäufung von Excretionsstoffen, durch Auflockerung des Parenchyms, durch veränderte Beschaffenheit der Sekreta usw. oder durch Zustände von entgegengesetztem Charakter äußern. Überhaupt dürfen die meisten quantitativ und qualitativ veränderten Vorgänge der pflanzlichen Chylopoese als die Quelle von Krankheiten angesehen werden, die sich mehr durch veränderte Substanz als durch Alienation der Form zu erkennen geben. Der Culturstand, in den ein großer Theil der Pflanzen versetzt wird, wirkt so nachtheilig auf den Organismus, daß wenigstens der größte Theil solcher Pflanzen krank genannt zu werden verdient ..." Weiter wird gesagt: „Zu den Krankheiten der Gewächse, die am wenigsten Selbständigkeit verrathen, die in ihrer Wurzelgestalt noch so innig mit demjenigen Organismus, den sie befallen, verwebt sind, gehören ohnstreitig die Formen, die wir mit Bleichsucht *(étiolement)*, Wassersucht *(anasarca)*, Gelbsucht *(icterus)*, Windsucht *(tympanitis)*, Tabescenz, Mißwachs, den Profluvien u. a. m. bezeichnen. Größere Selbständigkeit zeigt das ungeheure Heer von Mißbildungen, denen innerer Fehler der Säftemaße und dadurch ein Verweilen auf tieferen Bildungsstufen zugrunde liegt. Über diese erhebt sich der Honigthau *(Saccharogenesis diabetica)*, dessen pathischen Prozeß zuerst L. Treviranus und seine universellere Bedeutung Dr. H. Schmidt erkannten. Verwandt mit diesem ist unstreitig der Mehltau; das höhere Organisationsbestreben der ausgeschwitzten Säfte offenbart sich hier durch organische Bildungen, die dem Honigthau noch fehlen. Noch selbständiger werden diese organischen Bildungen im Rußthaue *(Fuligo vagans)*. Endlich tritt der Krankheitsorganismus in den Exanthemen und den ihnen verwandten Formen als eigenartiges geschlossenes Ganzes hervor ... Hierher gehören die Parasiten; die höchsten unter ihnen, wie einige von *Loranthus*, scheinen sich vom Mutterkörper gänzlich losgerissen zu haben." Dies muß als Probe genügen. Genannt sei hier ferner Roßmäßler, E. A., Forstinsekten — Naturgeschichte der Insekten, die den bei uns wachsenden Holzarten am meisten schaden, Leipzig 1833. Im folgenden Jahre schrieb Bouché, F. F., von dem schon im vergangenen Jahr ein recht brauchbares Buch erschien, seine „Naturgeschichte der Insekten, besonders in Hinsicht ihrer ersten Zustände als Larven und Puppen", Berlin 1834. Beachtenswert ist die 219 Seiten umfassende Schrift: Galama, S. J., Verhandeling over het moederkoorn, Groningen 1834, und das inhaltsreiche Werk

von Hartig, G. L., Forstliches und forst-naturwissenschaftliches Conversations-Lexicon, Berlin 1834. Eine kleine, nur 76 Seiten umfassende, aber recht brauchbare Schrift ist: Hofmann, C. E., Darstellung des Nutzens und Schadens aller europäischen Insekten, nebst Angabe, wie die Verminderung und Ausrottung der lästigen und schädlichen Arten möglich sey; ... München 1834. Plieninger, Th., schrieb eine „Gemeinfaßliche Belehrung über den Maikäfer", Stuttgart und Tübingen 1834, und umfangreiche „Versuche über die Aufbewahrung des Getreides in luftdicht verschlossenen Räumen; angestellt im Militärmagazin in Leipzig" wurden „Auf Befehl des K. Kriegsministeriums bekannt gemacht", Leipzig 1834. — Im Jahre 1835 veröffentlichte C. A. Buhle eine Anzahl Einzelarbeiten über „Maulwurfsgrille", „Feldmaus" und „Wasserratte", die alle in Leipzig erschienen sind. — In G. C. Bayers Anweisung zum Obstbau, Hannover 1836, finden sich Angaben über: Brand, Krebs, Harzfluß, Aussatz oder Räute, Darrsucht, Gelbsucht, Frostschäden, Unfruchtbarkeit, Raupen, Käfer, Blattläuse, Blutlaus, Erdratten, Mäuse und Maulwürfe. Recht reichhaltig ist: Eiselt, J. N., Geschichte, Systematik und Literatur der Insektenkunde, Leipzig 1836. Um dieselbe Zeit erschien in Neubrandenburg und Neu-Strelitz bei Dümmler eine „Vollständige Naturgeschichte der Rapsmade" *(Phalaena agrotis segetum)*, Wald, C., gab eine „Monographie des weißen Kornwurms", Wien 1836, heraus, und Zenker, J. C., seine recht brauchbare „Naturgeschichte der schädlichen Thiere", Leipzig 1836, mit 16 Tafeln. — Andeutungen von Beschreibungen kranker Kartoffeln, an denen sich „schwammartige Auswüchse" befanden, lassen vermuten, daß man im Jahre 1837 bereits den Kartoffelkrebs vor sich hatte.[1]) In demselben Jahre beschrieb Meyen ein Pilzmyzel, das mit annähernder Richtigkeit auf den Maisbrand paßt.[2]) Um die gleiche Zeit sollen die Schaben *(Blatta germanica)* durch russische Holzarbeiter nach Böhmen verschleppt worden sein.[3]) Meteorologische Verhältnisse berücksichtigt die Arbeit von Bernheim, H. L., Die zweckmäßigste Einrichtung der Hagelableiter und ein Anhang über die Verfertigung der Frostableiter, Nordhausen 1831. Von hoher Bedeutung ist Corda, J. C., Icones Fungorum, Prag 1837—54. Das Werk besitzt hervorragende Abbildungen und mustergültige Beschreibungen der einzelnen Pilzarten. Was hier für die Pilze geleistet wurde, das kommt, wenn auch ohne Abbildungen, für die Tierwelt in Betracht durch: Kollar, V., Kustos am Hof-Naturalienkabinett in Wien, durch seine „Naturgeschichte der schädlichen Insecten", Wien 1837. Die als Sonderdruck 418 Seiten umfassende Arbeit erschien in den „Verhandl. der k. k. Landwirtschafts-Gesellschaft in Wien, Neue Folge, Bd. 5". Wir haben es hier mit einer Veröffentlichung zu tun, die mit großer Liebe geschrieben ist und die eine geradezu bewunderswerte Fülle von eigenen Beobachtungen enthält. Die Obstbaumschädlinge wurden von dem schon im Jahre 1827 genannten Chorherrn Schmidberger in glänzender Weise geschildert und diese Abhand-

---

[1]) (Braun, K.), Zur Geschichte des Kartoffelkrebses. Nachrichtenbl. f. d. deutsch. Pflanzenschutzdienst 3, 1923, 35.

[2]) Kühn, J., Die Krankheiten der Kulturgewächse, Berlin 1858, 72.

[3]) Wimmer, J., Geschichte des deutschen Bodens, 1905, 431.

lungen, die in früheren Jahren teilweise einzeln herauskamen, überall an passenden Stellen eingefügt. Die Schädlinge der Waldbäume beschrieb hervorragend Ratzeburg, J. T. C., in seinem Werk „Die Forstinsekten oder Abbildung und Beschreibung der in den Wäldern Preußens und der Nachbarstaaten als schädlich oder nützlich bekannt gewordenen Insekten", Berlin 1837—44. 3 Bände mit prächtigen Tafeln. — Eine monographische Behandlung der Schädlinge der Oliven lieferte: Costa, O. G., Monografia degl' Insetti ospitanti sull'olivo e nelle olive, Neapel 1839, mit 3 Tafeln. Genannt sei ferner: Freyer, C. F., Die schädlichsten Schmetterlinge Deutschlands, für Forstmänner . . ., Gartenbesitzer . . . nach der Natur beobachtet, beschrieben und abgebildet, Augsburg 1839. Von besonderer Bedeutung ist das Werk von Wiegmann, A. F., Die Krankheiten und krankhaften Mißbildungen der Gewächse, Braunschweig 1839. Die vier Abschnitte des Buches handeln „Von den krankhaften Zuständen der Gewächse im allgemeinen; Anatomie und Physiologie der Urformen oder der Elementarorgane und der Organe der Ernährung und Erhaltung der Gewächse; Von den Krankheiten der Gewächse insbesondere und Über einige Feinde der Gewächse und deren Vertilgung". Man findet viele eigene Beobachtung, auch die Chemie wird beachtet. Als Probe gelte: „Saftfülle ist es eigentlich, die den Brand, selbst in magerem Boden, verursacht, weil dadurch das gewaltsame Aufreißen der Rinde bewirkt wird, wodurch eigentlich der Brand entstehet, weil der Riß gewöhnlich bis tief in den Splint hineingeht, und so große Spalten macht, daß der Sauerstoff der Atmosphäre den Saft der bloßliegenden Theile ungehindert verändern und in eine scharfe Flüssigkeit verwandeln kann. Wirklich enthält die Jauche sowohl des Brandes als des Krebess . . . nach meiner Untersuchung Gallert- und Humussäure, die des Brandes von letzterer weniger und von ersterer mehr als die des Krebses." Beide Krankheiten erscheinen Wiegmann nicht parasitärer Natur, und der Krebs *(Caries, Necrosis)* entsteht immer „aus Stockung und Verderbnis der Säfte, selbst wenn dieselben nie im Überfluß vorhanden waren". — Ein Werk, welches sich mehr mit der allgemeinen Beschaffenheit des Pflanzenkörpers befaßt und die Pilze weniger berücksichtigt, ist: Lindley, J., The Theory of Horticulture, or an attempt to explain the principal operations of gardening upon physiological principles, London 1840. — Unger, F., der schon 1833 erwähnt wurde, schrieb außerdem „Beiträge zur vergleichenden Pathologie", Wien 1840. — Als maßgebendes Buch, das auch jetzt noch verdient, beachtet zu werden, erschien, und zwar nach dem Tode des Verfassers F. J. F. Meyen herausgegeben von seinem Freunde C. G. Nees v. Esenbeck, das „Handbuch der Pflanzen-Pathologie und Pflanzen-Teratologie", I. Band, Pflanzen-Pathologie, Berlin 1841. Der nach dem Titel zu erwartende zweite Teil, die Teratologie, ist nicht erschienen, da Meyen hierzu kein literarisches Material hinterlassen hatte. Das Werk ist eingeteilt in Äußere und Innere Krankheiten. Zu ersteren gehören: Verwundungen durch höhere Tiere und Insekten, das Laubstreifen oder Abnehmen der Blätter zu Viehfutter oder anderen Zwecken, kryptogamische und phanerogamische Schmarotzer, Maserbildungen, Wasserschosse, Brand, Rost, Schimmel-Arten und dergleichen. Innere Krankheiten sind: Saftfluß, Honigtau, Gummi- und Harzfluß, Filzkrankheit, Kraussucht der Blätter, Unfruchtbar-

keit, Blattfall, Brandflecken der Blätter, Steinkrankheit der Birnen, Gelbsucht, Weißfleckigkeit, Ringelkrankheit, der feuchte Brand *(Putrificatio)*, der trockene Brand *(Mumificatio)*, Kälte- und Wärmewirkung und Wassersucht. Meyen bricht mit der früheren Idee, daß die Pilze als das Produkt eines in jeder Pflanze schlummernden Krankheitskeimes aufzufassen sind. Er sagt: „Die Beobachtungen über die Entstehung des Brandes zeigen auf das deutlichste, daß wir es hier mit wahren Entophyten zu tun haben; wir werden sehen, wie sich einige Brandarten als eigene parasitische Gewächse im Innern der Zellen der von ihnen befallenen Pflanzen zeigen und daß man die Brandmasse nicht mit dem thierischen Eiter zu vergleichen hat." Gerade als sich Nees v. Esenbeck anschicken wollte, als Ersatz für den fehlenden zweiten Teil von Meyens Werk selbst eine Teratologie zu schreiben, erschien die Arbeit von Moquin-Tandon, A., Éléments de tératologie végétale, Paris 1841, die von C. Schauer in die deutsche Sprache übersetzt wurde. Der Übersetzer konnte als Fachmann viele Mißverständnisse der Original-Ausgabe in den deutschen Zitaten verbessern und eigene Zusätze beifügen. Wegen seiner ausgezeichneten Literaturnachweise ist das Buch auch jetzt noch von größter Bedeutung. Moquin-Tandon definiert: „Unter dem Ausdruck Mißbildungen, Monstrositäten *(Monstra)* versteht man meist angeborene, mehr oder weniger bedeutende und komplizierte Abweichungen von dem Typus einer Art, welche fehlerhafte Entstellungen hervorrufen und dem regelmäßigen Gange der Funktionen hinderlich oder hemmend entgegentreten." de Candolle, A. P. (in „Théorie élémentaire", 1. éd. Paris 1813, p. 406), definierte den gleichen Begriff und nennt Monstrosität jede Störung der Ökonomie eines Gewächses, welche eine Formveränderung der Organe nach sich zieht und aus einer inneren Anlage, fast niemals aus einer sichtbaren Ursache, entspringt. Erinnert sei ferner an die Arbeit: de Candolle, A. P., et de Candolle, A., Monstruosités végétales, Neufchâtel 1841. Mit dem Unkraut und seiner Bekämpfung befaßt sich die Schrift: Hübener, J. W. P., Beiträge zur Agronomie, enthaltend: das Vorkommen mehrerer dem Landbau nachtheiliger Pflanzen, ihre Naturgeschichte, nebst Mittel, die man anwendet, ihrer Vermehrung entgegenzuwirken. Besonders aber über den Duwock oder Schachtelhalm *(Equisetum sp.)*, Hamburg 1841. Für den Obstbau wäre zu nennen: Härlin, C. B. F., Die Naturkunde des Obstbaues nebst der Naturbeschreibung der darauf einwirkenden nützlichen und schädlichen Thiere, Stuttgart 1841, und für die Forstwirtschaft ist von Wichtigkeit: Ratzeburg, J. T. C., Die Waldverderber und ihre Feinde, oder Beschreibung und Abbildung der schädlichsten Forstinsekten und der übrigen schädlichen Waldthiere, Berlin 1841, und weitere Auflagen bis 6. Auflage 1862. — Im Jahre 1841 und 1842 wütete unter den Kartoffeln die Trocken- und Stockfäule.[1]) Diese Kalamität hatte eine Anzahl diesbezüglicher Veröffentlichungen zur Folge. Es seien davon genannt: Berchtold, Fr., Graf, Die Kartoffeln, deren Geschichte ... Krankheiten etc. .... Prag 1842; Löbe, W., Die Krankheiten der Kartoffel, Leipzig 1842, und v. Martius, K. F. P., Die Kartoffel Epidemie der letzten Jahre, oder die Stockfäule und Räude der Kartoffeln, München 1842. Für die Pilzforschung ist von Bedeutung:

[1]) Kühn, J., Die Krankheiten der Kulturgewächse, Berlin 1858, 202.

Corda, A. K. J., Anleitung zum Studium der *Mykologie* nebst kritischer Beschreibung aller bekannter Gattungen, Prag 1842, welche Arbeit mit kleinen Zeichnungen versehen ist. Nicht übersehen werden darf eine populär gehaltene Publikation: Das Buch der Welt, die in Stuttgart 1842—72 herauskam. Es handelt sich um eine Art Zeitschrift mit überaus abwechselungsvollem, jedoch vorwiegend naturwissenschaftlichem Inhalt und reichem, meist buntem Bildermaterial. Bei letzterem nehmen die Insekten und besonders die Schädlinge einen hervorragenden Raum ein. Göppert, H. R., schrieb „Beobachtungen über das sogenannte Überwallen der Tannenstöcke", Bonn 1842, wobei auf Theophrast verwiesen sei. Tropische Kulturpflanzen melden sich und ihre Schädlinge: Guérin-Meneville et Perrotet veröffentlichten „Mémoire sur un Insecte et un champignon qui ravagent les cafiers aux Antilles", Paris 1842. — Heer, O., ließ erscheinen „Über Vertreibung und Vertilgung der Laubkäfer und Inger" (= Engerling), Zürich 1843. Ein sehr wichtiges Werk ist: Kaltenbach, J. H., Monographie der Familie der Pflanzenläuse, Aachen 1843, von der Teil I die Blatt- und Erdläuse *(Aphidina et Hyponomeutes)* umfaßt. In das Gebiet der Vorratsschädlinge gehört die Arbeit: Mayer, A., Beobachtungen über den weißen Kornwurm und Vorschläge zu dessen Ausrottung, Nürnberg 1843. Eine der Zeit entsprechende Abhandlung über die Weinstockschädlinge enthält das Buch: Petershagen, C. G. F., Vollständige Anweisung zur Cultur des Weinstocks, dessen Fortpflanzung ... Krankheiten und Feinde ..., Quedlinburg 1843. Den Gartenschädlingen ist die holländische Schrift gewidmet: van Vollenhoven, Snellen, S. C., De schadelijke Insecten in Tuinen met de Middelen tot derzelver Verdelgung, Rotterdam 1843. — Das nächste Jahr brachte das für die Forstwirtschaft wichtige Werk: Altmann, L., Die nützlichen und schädlichen Forstkäfer, Dessau 1844. Eine stark verbreitete Schrift war Löw, C. A., Naturgeschichte aller der Landwirtschaft schädlichen Insekten, Mannheim 1844. Preiss, B., behandelte „Die Kartoffelpflanze ... und die sich dieser bisweilen entgegenstellenden Krankheiten", Leipzig 1844, mit 13 kolorierten Abbildungen. Als ein bedeutungsvolles Werk begann Rabenhorst, L., Deutschlands Kryptogamenflora, Leipzig 1844—53 zu erscheinen. Sie umfaßte die Pilze, Flechten, Algen, Lebermoose, Laubmoose und Farne. Ratzeburg, J.T.C., fuhr mit seinen wertvollen Veröffentlichungen fort, und es erschien „Die Ichneumonen der Forstinsekten in forstlicher und entomologischer Beziehung", 3 Bände mit 9 Tafeln, Berlin 1844—52. Ein kleines Büchelchen von C.O.Schmidt heißt „Der vollkommene Zerstörer aller schädlichen Insekten, Vögel und vierfüßigen Thiere, die in Deutschland leben", Erfurt 1844. Es finden sich zahlreiche entsprechende Angaben. Die 47 beigegebenen Abbildungen stellen fast ausschließlich T.erfallen dar. Beachtenswert ist endlich: v. Uslar, J. L., Die Wurzeln der Pflanzen oder die Bodenvergiftung durch die Wurzel-Ausscheidungen der Pflanzen als vorzüglichen Grund für die Pflanzen-Wechsel-Wirtschaft, Hamburg 1844. — Im Jahre 1845 wurden verschiedene wichtige Entdeckungen gemacht. In England fand der Gärtner Tucken einen Pilz als Schädling des Weinstockes, der 1847 von Berkeley beschrieben und nach dem ersten Beobachter *Oidium Tuckeri* benannt wurde, den Erzeuger der Traubenfäule. In Frankreich fand man um die gleiche Zeit an den Runkelrüben einen schäd-

lichen Pilz, den Payen 1846 näher beobachtete und dann von Rabenhorst *Helminthosporium rhizoctonon* benannt wurde. Kühn untersuchte die Zellenfäule der Kartoffeln, die zuerst in Deutschland, dann in allen Ländern mit Kartoffelbau gefunden wurde.[1]) Gerade die Kartoffelkrankheiten wurden Ursache verschiedener Veröffentlichungen. Genannt seien: Blanchet, R., De l'épidémie des pommes de terre, Lausanne 1845; Bergsma, C. A., De aardappel epidemie in Nederland, Utrecht 1845, und derselbe: „Over de kankerachtige zieke de aardappelen", ebenda; Martius, C. F. P., Über die diesjährige Krankheit der Kartoffeln oder die nasse Fäule, München 1845; Mauz, E. F., Versuche und Beobachtungen über den Kartoffelbau und die Krankheiten der Kartoffeln, besonders im Jahre 1845, Stuttgart 1845. Eine der ersten Arbeiten über den Hausschwamm stammt von v. Buhler, G. L. W., Der laufende Schwamm in den Gebäuden, Stuttgart 1845. Harrwitz, J., schrieb eine Dissertation: „De Cladosporio herbarum", Berlin 1845. Hörstke, J. C. F., behandelte „Die Vertilgung der Maulwürfe in Gärten, Wiesen und Feldern", Magdeburg 1845. Zu erwähnen wäre endlich: Rütishauser, J., Kunstbuch für Veredelungen der Bäume und deren Krankheits-Operationen, Constanz 1845, und Vier, C., Bewährter Schutz für Bäume und Gesträuche gegen Hasen, Rehe, Schafe und andere Nagethiere (!) nebst untrüglicher Heilsalbe für angenagte Gewächse, Heilbronn 1845, beides Gebiete, die man selten in Einzeldarstellungen behandelt findet. — 1846 führte der Gärtner Kyle-Leyton den Schwefel für Pflanzenschutzzwecke ein. Auch in diesem Jahre erschien wieder eine größere Zahl von Schriften, die sich mit den Krankheiten der Kartoffel befaßten Es seien nur eine Anzahl der Verfasser und die Erscheinungsorte genannt: Decaisne, J., Paris; Focke, G. W., Bremen; Harting, Amsterdam, der sich besondere Verdienste um die Erforschung von *Phytophthora infestans* erwarb; v. Martius, K. F. P., Utrecht und Düsseldorf, Münter, J., Berlin; Schauer, J. C., Greifswald; Schinz, H., Aarau und Thun; Smee, A., London; Vrolik, G., Amsterdam. v. Bujanovics, E., schrieb „Über die verschiedenen Arten der Aufbewahrung des Getreides", Pesth 1846. Raspail, F. V., dem wir die Einführung der mikroskopischen Chemie verdanken, beschäftigte sich auch mit Pflanzenkrankheiten und schrieb „Histoire naturelle de la santé et de la maladie chez les végétaux et chez les animaux", Paris 1846. — Rabenhorst beobachtete im Jahre 1847 zuerst den Roggenbrand in Italien und beschrieb ihn als *Uredo secalis Rabenh.*[2]) Ein allgemeines Buch über Schädlingsbekämpfung ist Erath, Gründliche Anweisung zur Kenntnis und Vertilgung der schädlichen Insekten in der Landwirtschaft, Rottweil 1847. Löw, C. A., angeregt durch seine Arbeit über die Schädlinge der Kulturpflanzen, gab heraus „Naturgeschichte aller durch Vertilgung schädlicher Insekten der Landwirtschaft, dem Gartenbau und der Forstkultur nützlichen Thiere", Stuttgart 1847. Das 152 Seiten starke Buch gibt Nachrichten über Säugetiere, Vögel, Amphibien, Insekten und Anneliden. Tulasne, L. R., beginnt mit der Veröffentlichung seiner bahnbrechenden Arbeiten über die Brandpilze: Mémoire sur les Ustila-

[1]) Kühn, J., Die Krankheiten der Kulturgewächse, Berlin 1858, 207. 232—6.
[2]) ebd. 76.

ginées comparées aux Urédinées (Annal. d. Science natur. 3. Ser. VII, 12—127), Paris 1847. Mit der Kartoffel beschäftigten sich: Pluskal, F. S., Die sämmtlichen bisher bekannten Krankheiten der Kartoffeln, mit besonderer Würdigung der belgischen Kartoffelseuche in den Jahren 1845 und 1846, Brünn 1847. Unger studierte die *Phythophthora* (Bot. Zeitung 5, 1847, 314, und Zuppinger, F., schrieb: „Die glücklich entdeckte Ursache der Kartoffelkrankheit", Zürich 1847. — Schädlicher Insekten auf den Oliven gedenkt die Schrift: Bompar, Mémoire sur les Insectes qui vivent aux dépens de l'olivier, Draguignan 1848. Von hohem Einfluß war das zu erscheinen beginnende Monumentalwerk: Erichson, W. F., Naturgeschichte der Insekten Deutschlands, Berlin 1848—93. Die Kartoffelkrankheit der vergangenen Jahre zog immer weitere Erscheinungen nach sich. Genannt seien: Flick, D., Untrügliches Mittel, ganz gesunde Kartoffeln zu erndten und jede Kartoffelkrankheit im Felde, sowie die Fäule außer denselben zu beseitigen, Wien 1848, und ohne Autor: Die Kartoffel und die Vorsichtsmaßregeln bei deren Anbau mit Rücksicht auf die krankhaften Zustände in dem Jahrgang 1847, Breslau 1848. Eine kleine Arbeit über die Getreidefliege aus jener Zeit ist: Laffiley, Lettre sur la mouche qui a attaqué 1848 la récolte de blé, Melun 1848, 33 Seiten und eine Doppeltafel. — Eine Schrift über Olivenschädlinge wurde von: Blaud, C., Histoire du Dacus de l'olivier qui ravage l'olive, Alais 1849, verfaßt; dem Weinstock gilt das 12seitige Heft: Cazalis-Allut, Observations sur l'Altise de la vigne *(Haltica oleracea)* . . . Montpellier 1849, und den Buchenspinner behandelt: Chevandier, E., Note sur les ravages produits en 1848 par l'Orgyie pudibonde . . ., Germain-en-Laye 1849. Ein mehr populär gehaltenes Buch ist: Rebau, H., Käfer Büchlein oder Beschreibung der schönsten, nützlichsten und schädlichsten in- und ausländischen Käfer, Reutlingen 1849. Der Verfasser schreibt mehr für die Jugend, glaubt aber durch Angabe von Bekämpfungsmitteln auch Landwirten, Forstmännern und Gartenbesitzern einen Dienst zu erweisen. Die 5 kolorierten Tafeln, welche dem Buche beigefügt sind, bringen 168 Einzeldarstellungen. — Aus dem Jahre 1850 wären zu nennen: Delacour, C., Essai sur les Insectes qui attaquent les arbres fruitiers, Beauvais 1850, mit 3 Tafeln, ferner Möller, L., Gründliche Anleitung zur Vertilgung der schädlichen Raupen Deutschlands, Erfurt 1850. Ein Anonymus berichtet über „Die Vorteile des Anbaues von Hanf, besonders als Schutzmittel gegen Raupenfraß für alle Kohl- und Rübenarten usw. und sonstige Gemüse oder Feld- und Garten-Erzeugnisse", Berlin 1850 (2. Aufl.). Es wird hier eine Ansicht behandelt, die bis ins Altertum zurückgreift. Beachtenswert ist Wigand, A., Grundlegung der Pflanzen-Teratologie, oder Gesichtspunkte für die wissenschaftliche Betrachtung der Bildungsabweichungen im Pflanzenreich etc., Marburg 1850. — Als wichtige Veröffentlichung erschien: Bonorden, H. F., Handbuch der allgemeinen Mykologie, Stuttgart 1851, mit einem Atlas von 12 kolorierten Tafeln. Hier findet ein eingehenderes Eindringen in den Bau der Gewebe statt. Bonorden betont zwar, daß die parasitären Pilze selbständige Organismen wären, glaubt aber, „daß die Spaltöffnungen es sind, welche die Sporen aufnehmen und in den damit in Verbindung stehenden Lufthöhlen zur Entwicklung bringen". Er begründet dies mit der Behauptung, daß Algen, Flechten und Moose, welche keine Spaltöffnungen haben, ebenso

wie junge Zweige und Äste frei von Parasiten wären. Die Tätigkeit derselben äußert sich nach ihm dahin, daß sie „zunächst eine Hypertrophie und Degeneration der belasteten Teile verursachen; wo sie aber nur vereinzelt vorkommen, wird die Vegetation der Blätter dadurch gar nicht gestört". Trockenes Wetter soll der Verbreitung förderlich sein, „weil dieses die Verstäubung der Sporen begünstigt, weshalb *Coeoma* und *Phragmidium* nie häufiger als in trockenen Sommern gefunden werden, auch das den Saaten so verderbliche *Coeoma cerealium*, der gelbe Kornbrand, der im Jahre 1846 so vielen Schaden anrichtete". – Im Jahre 1852 wurde Magnesiumsulfat von Kühn als vorbeugendes Mittel gegen den Fraß des Mooskopfkäfers *(Atomaria linearis)* in den Pflanzenschutzdienst eingeführt.[1]) In demselben Jahre begann die Zeitschrift Hedwigia, Organ für Kryptogamenkunde und Phytopathologie, in Dresden zu erscheinen. Der erste Herausgeber war Rabenhorst. Auf ihre Wichtigkeit braucht nicht besonders hingewiesen zu werden. Ebenfalls um diese Zeit und sich hinziehend bis zum Jahre 1862 fingen die großen Verheerungen der Nonne an, die sich auf die litauischen, masurischen und polnischen Forste, besonders Kiefer und Fichte, erstreckten.[2]) Die erste Arbeit von de Bary, H. A., auf den später noch zurückgekommen werden muß, „Développement des Champignons parasites", erschien in Paris 1852. Außerdem sei erwähnt: Reissek, S., Untersuchungen über die Fäulnis der Mohrrüben, Wien 1852. — 1853 wanderte die Reblaus von Amerika aus in Europa ein und verwüstete die Weinberge Frankreichs, während sie damals in Deutschland nur ganz sporadisch zu finden war.[3]) Ferner begannen die tief einschneidenden Arbeiten de Barys auf dem Gebiete der Pilzkunde zu erscheinen. Sein Hauptverdienst bestand darin, durch speziell ausgebildete Beobachtungsmethoden ganze Entwicklungsreihen der einzelnen Kleinpilze herzustellen und so den Werdegang und das Eindringen in den Pflanzenkörper nebst der sich anschließenden Verbreitung in demselben und schließlich den Wiederaustritt aus ihm einwandfrei nachzuweisen. Anzuführen ist sein Werk „Untersuchungen über die Brandpilze und die durch sie verursachten Krankheiten der Pflanzen", Berlin 1853. Weiter wäre zu erwähnen: Dorner, J., Die Traubenkrankheit nach den neuesten Erfahrungen, Pesth 1853. Denselben Gegenstand behandeln die Arbeiten von Fabre, E., Montpellier; v. Heufler, L. R., Wien; Heuzé, G., Paris; Montagne, Paris; Sanna Solaro, Salerno. Auch über Kartoffelkrankheiten wurden verschiedene Einzelarbeiten veröffentlicht. Genannt seien: Malfatti, J., Wien; Paven, A., Les maladies des pommes de terre, des betteraves, des blés et des vignes, Paris; Protz, W., Leipzig 1853, und Schacht, H., Berlin. Mit dem Maikäfer befaßt sich die Schrift: Pouchet, F. A., Histoire naturelle et agricole du Hanneton, Rouen 1853, und dem Vogelschutz ist gewidmet: Weygand, W., Heckenzucht und Vogelschutz, Ingolstadt 1853. — Aus dem Jahre 1854 ist eine ganze Reihe von Veröffentlichungen bekannt: Aué, W., Die Traubenkrankheit, deren Ursache und Heilung, Regensburg 1854. Blanchard, R., Zoologie agricole, I. Les

[1]) Hollrung, M., Die Mittel zur Bekämpfung der Pflanzenkrankheiten, 174.
[2]) Brehms Tierleben 9, 1877, 398.
[3]) Wimmer, J., Geschichte des deutschen Bodens, 1905, 432.

Insectes nuisibles aux plantes d'ornement, Paris 1854—56. Braun, A., Über einige neue oder weniger bekannte Krankheiten der Pflanzen, welche durch Pilze erzeugt werden, Berlin 1854. Haas, R., Rheingauer Geschichts- und Wein-Chronik, Wiesbaden 1854. Das Werk enthält eine Fülle von Hinweisen auf Schädlingsbefall, Witterungsverhältnisse und dergleichen im Zusammenhang mit dem Weinstock. Ein sehr wertvolles Buch ist: Koch, C. L., Die Pflanzenläuse, Aphiden getreu nach dem Leben abgebildet und beschrieben, Nürnberg 1854—57. Dasselbe gibt die Blattläuse auf 54 Tafeln wieder. Mehr allgemeinen Inhalts ist die kleine Schrift: Macquart, J., Mémoire sur les Insectes nuisibles à l'agriculture, Arras 1854. Genannt sei auch: Regel, E., Die Schmarotzergewächse und die mit denselben in Verbindung stehenden Pflanzen-Krankheiten. Eine Schilderung der Vegetationsverhältnisse der Epiphyten und Parasiten nebst . . . Schilderung der Krankheiten des Weines und der Kartoffeln, Zürich 1854. — 1855 beobachteten Kühn und Jühlke unabhängig voneinander zum ersten Male die Zellfäule der Mohrrübe. Ferner studierte Kühn um dieselbe Zeit die Kräuselkrankheit der Kartoffel und die Pflaumenfäule *(Oidium fructigena)*.[1]) Ein Werk von allgemeiner Bedeutung und großer Brauchbarkeit ist: Nördlinger, H., Die kleinen Feinde der Landwirtschaft . . . und der gegen sie anwendbaren Schutzmittel, Stuttgart 1855. Dasselbe ist mit zahlreichen von Schnorr und Federer hergestellten Holzschnitten versehen und gibt ausführliche Beschreibungen der Tiere selbst, wie der Bekämpfungsmethoden, nebst vielen eigenen Beobachtungen. Die zweite Auflage erschien 1869 und enthält einen Literaturnachweis von 64 Nummern. Den Schluß des Buches bildet eine Tabelle, in der die abgehandelten Tiere nach ihrem Vorkommen unter Angabe ihrer Schädlichkeit zusammengestellt sind, und einen Kalender zur Anwendung der Vorbeugungsmittel. Erwähnt sei weiter: Ronconi, G.. B, Sopra una importante e poco conosciuta malattia del frumento, chiamata Rachitide, Padua 1855. — 1856 entdeckte Kühn als Ursache der Kernfäule der Weberkarde und der Gichtkrankheit des Weizens Älchen, die mit dem Namen *Anguillula Dipsaci Kühn* (= *Tylenchus devastatrix Kühn, Ritz. Bos)* benannt wurden. Von Arbeiten seien erwähnt: Bazin, M. C., Notice sur un Insecte qui a causé les plus grands ravages dans nos dernières récoltes de blé sur pied, Cécidomyie du froment et quelques uns de ses parasites, Paris 1856. Der Zuckerrohrschädlinge gedenkt: Boyer, Rapport sur les „cane borer", Mauritius 1856, Kleinere Abhandlungen sind Charlot, G., Notice sur les pucerons et autres Insectes nuisibles aux végétaux, Tours 1856, und Chatel, V., Maladies des végétaux, Caen 1856. Franz, A., schrieb „Über Leben und Krankheiten der Pflanzen", Sondershausen 1856. Jäger, H., behandelte in seinem Buch „Der Obstbau", Leipzig 1856, auch die Baumkrankheiten. „Erprobtes Mittel gegen die Kartoffelkrankheit" nennt sich eine anonym in Straßburg 1856 erschienene Schrift. — Im folgenden Jahr schrieb Costa, A., Degl'Insetti che attacano l'albero ed il frutto dell'olivo . . ., Neapel 1857. Dupont, E., Essai sur les Insectes et les maladies qui affectent le blé, Montreal 1857. Über Nadel- und Laubholzverderber berichtet: Fiscali, F., Die schädlichen Forstinsekten,

[1]) Kühn, J., Die Krankheiten der Kulturgewächse, Berlin 1858, 146. 200. 241.

Olmütz 1857. Die Schäden an nordamerikanischem Weizen behandelt: Hind, H. Y., Essay on the Insects and diseases injurious to the wheat crops, Toronto 1857. Die Wirksamkeit des Schwefels in den Weinbergen empfiehlt: Savi, P., Sull'efficacia delle zolfo per guarire la malattia delle viti, Pisa 1857. — Das Jahr 1858 brachte einige beachtenswerte Bücher: Calwer, C. G., das bekannte „Käferbuch", erschien mit 48 kolorierten und 1 schwarzen Tafel in Stuttgart zum ersten Male und erlebte bis in die neueste Zeit viele Auflagen. Chatel, V., schrieb über „Maladie de la vigne", Caen 1858, und v. Comini, L., über „Die Traubenfäule und ihre Folgen mit Besonderer Berücksichtigung ihres epidemischen Charakters in der Gegend von Bozen", Innsbruck 1858. Gloger, C. W. L., Die nützlichsten Freunde der Land- und Forstwirtschaft unter den Thieren, Berlin 1858 (3. Aufl.), scheint seinen vielen Auflagen nach, die 5. erschien 1863, recht beliebt gewesen zu sein. Behandelt werden Säugetiere, Vögel, Amphibien und Insekten. Kaltenbach, J. H., schrieb im Programm der Höheren Bürgerschule, Aachen 1858, Die Feinde des Apfelbaumes unter den Insekten. „Beiträge zur Kenntnis der schädlichen Insekten Rußlands" stellte F. T. Köppen, Dorpat 1858, zusammen. Es folgt nun das berühmte Buch von Kühn, J., Die Krankheiten der Kulturgewächse, ihre Ursachen und ihre Verhütung, Berlin 1858. Den Verfasser sieht man mit Recht als den eigentlichen Begründer der modernen Pflanzenpathologie an. Er hat es in hohem Maße verstanden, wissenschaftliche Forschung mit praktischer Tätigkeit zu verschmelzen. Sein Werk stützt sich auf langjährige Erfahrung und selbständige Untersuchungen. Die meisten Anregungen erhielt Kühn durch Schleidens Physiologie der Pflanzen und die Arbeiten de Barys. Er schreibt: „Grade deshalb, weil der Landwirth bei allen Fragen, die das gesunde und kranke Leben der Kulturgewächse betreffen, so lebhaft interessiert ist, hat er auch die Pflicht, selbst mit Hand anzulegen, die Ergebnisse der Forschungen Anderer zu prüfen und seine eigenen Beobachtungen zum Nutzen der Wissenschaft wie des praktischen Lebens mitzutheilen." Kühn warnt aber davor, die Schriften selbst von „Altmeistern" wie Schleiden und Schacht für Evangelien zu halten, denn auch sie können sich irren. „Wir spreizen uns gar so gern mit unseren Erfahrungen, und doch sind sie so häufig nichts weiter, als unter bestimmten, nicht näher erforschten, localen Verhältnissen gemachte Wahrnehmungen, wohl geeignet für dieselbe Localität eine gewisse Richtschnur zu geben, völlig unbrauchbar aber größtentheils zur wissenschaftlichen Begründung der Landwirthschaftslehre." Das Buch ist eingeteilt in „Allgemeine Betrachtung der Pflanzen-Krankheiten" und „Spezielle Untersuchungen über die Krankheiten der Kulturgewächse", wobei: Brand des Getreides, Rost, Mutterkorn, Mehltau, Rußtau, Honigtau, Blattdürre, Blattflecken, Befall des Rapses und Rübsens, die Kernfäule der Weberkarde und die Gicht- oder Radenkrankheit des Weizens und Krankheiten der Knollen- und Wurzelgewächse in besonderen Abschnitten behandelt werden. Müller, A., Die der Landwirtschaft schädlichen Insecten . . ., Wien 1858, bringt auf 2 Tafeln 215 kolorierte Abbildungen. Vautrin de Lamotte, Réflexions pratiques pour arriver à la destruction de la Pyrale, Epernay 1858. Über forstliche Insekten schreibt: Willkomm, H. M., Die Nonne, der Kieferspinner und die Kiefer-

blattwespe . . ., Dresden 1858. — Vom Jahre 1859 an bemühte sich Kühn um die Einführung des Kupfersulfats als Mittel zur Beize des Getreides, um das Saatgut von den Sporen des Stein- und Flugbrandes zu befreien. Er verlangte 12—14stündiges Eintauchen in 0,5prozentige Kupfersulfatlösung oder eine Behandlung der Samen mit Kalkmilch, welches Verfahren ihm aber nicht so zuverlässig erschien als die zuerst genannte Methode.[1]) An Veröffentlichungen aus jener Zeit seien erwähnt: Fridrici, Entomologie appliquée. Note sur quelques Insectes destructeurs du peuplier, de l'orme etc., Metz 1859. Mit den Gespinstraupen befaßt sich: Gonsalez, J., Sur la nécessité de détruire la chenille arachnoide, Paris 1859. Herrmann, P., Der Raupen und Schmetterlingsjäger, enthält die hauptsächlichsten in Deutschland vorkommenden Raupen und Schmetterlinge, nebst Angabe der bewährten Mittel gegen die schädlichen Garten-, Feld- und Waldraupen usw., Leipzig 1859. Die Nützlinge behandelt: Müller, A., Die wichtigsten nützlichen und schonungswerthen Insekten in der Land- und Forstwirtschaft, Wien 1859. Eine Beschreibung der Stammpflanze des Insektenpulvers bringt: Willemot, C., De la destruction des insectes nuisibles ou resumé historique des propriétés du Pyrèthre du Caucase, accompagné d'instructions pratiques sur la culture, la récolte et la pulvérisation de cette et de son emploi, Paris 1859. — Für das Jahr 1860 ist zunächst das Pilzwerk von Berkeley, M. J., Outlines of British Fungology, London 1860, zu nennen. Dasselbe enthält auf 24 Tafeln mehr als 1000 kolorierte Abbildungen und ist trotz der groben Ausführung derselben auch zum Studium der Krankheiten von Wert. Das für die Entwicklung der angewandten Entomologie in England maßgebende Werk ist Curtis, J., Farm insects: being the natural history and economy of the insects injurious to the field grops of Great Britain and Ireland, and also those whish infest barns and granaries. With suggestions for their destruction, Glasgow 1860. v. Gernet, C., schrieb: „Über Rindenknollen von Sorbus aucuparia", Moskau 1860. Das Werk von Josst, F., Obstbaukunde, Tetschen 1860, erlebte die erste und zweite Auflage in demselben Jahr. Es enthält ein besonderes Kapitel, in dem die „Hauptkrankheiten der Obstbäume, ihre Entstehung und Heilung" beschrieben werden. Den Parasitismus behandelt: de Seynes, J., Du parasitisme dans le règne animal et dans le règne végétal. Thèse Montpellier 1860. Vramant schrieb über „De la Pyrale de la vigne . . ., Epernay 1860, und Weberbauer in einem Schulprogramm, Neiße 1860, über „Die schädlichen Feld- und Garten-Insekten". — Fuckel entdeckte 1861 den Pilz *Taphrina Pruni*, die Ursache der Narrentaschen der Pflaumen. Über die *Phytophthora infestans* veröffentlichte de Bary, A., Die gegenwärtig herrschende Kartoffelkrankheit, ihre Ursache und ihre Verhütung, Leipzig 1861. Charlot, G., Essai historique sur les principaux Insectes, qui ravagent les céréales en Touraine, Tours 1861. Hauptsächlich mit Vorratsschädlingen befaßt sich die Schrift: Gloger, C. W. L., Was ist zu thun zur allmähligen aber sicheren Verminderung und schließlichen Verhütung von Ungezieferschäden und Mäusefraß? Leipzig 1861. Henschel, G., Forstrat in Wien, schrieb einen „Leitfaden zur leichteren Bestimmung der schädlichen Forstinsekten", Wien 1861. Das Buch

[1]) Kühn, J., Die Krankheiten der Kulturgewächse, Berlin 1858, 85.

enthält recht übersichtliche Tabellen, in der ersten Abteilung die Feinde der Nadelhölzer, in der zweiten die der Laubhölzer und Obstbäume. Das nur 45 Seiten umfassende Büchelchen von Schmid, A. J., Der Insektenschaden in den Getreidefeldern, ein Beitrag zur Kenntnis der dem Feldbau schädlichen Insecten, ihrer Lebensweise und Vertilgung, Berlin 1861, enthält kaum etwas Neues. Ein mehr volkstümlich aber recht unterhaltend geschriebens Buch ist: Taschenberg, E. L., Was da kriecht und fliegt. Bilder aus dem Insektenleben, Berlin 1861. In Einzeldarstellungen, jede am Kopf mit einer Abbildung versehen, sind die Vertreter, dabei recht viele Schädlinge, angeführt. In Anmerkungen werden wissenschaftlicher gehaltene Erläuterungen beigefügt. In Paris erschien in den Jahren 1861—65 das mit vorzüglichen Abbildungen ausgestattete Werk: Tulasne, L. R., und Tulasne, C., Selecta fungorum carpologia, welches von hohem Einfluß auf das weitere Studium der schädlichen Kleinpilze war. Die Hessenfliege *(Mayetiola destructor Say.)* wird in der Dissertation: B. Wagner, Untersuchungen über die neue Getreidegallmücke, Marburg 1861, behandelt. — Das Jahr 1862 brachte folgende Veröffentlichungen: Boner, C., Forest creatures, London 1861, welches Werk im nächsten Jahr auch in die deutsche Sprache übersetzt wurde. Die Krankheiten des Maulbeerbaumes behandelt: Crespi, M., Trattato della malattia dominante nella vegetazione ossia la crittogamologia generale e speciale della vite, gelso e baco, Milano 1862. Döbner, E. P., Handbuch der Zoologie, mit besonderer Berücksichtigung derjenigen Thiere, welche in Bezug auf Forst- und Landwirtschaft . . . wichtig sind, Aschaffenburg 1862. In einem Programm, Eßlingen 1862, findet sich die Arbeit von F. Fleischer, Professor in Hohenheim, „Über Mißbildungen verschiedener Kulturpflanzen und einiger anderer landwirtschaftlicher Gewächse". Mit den Krankheiten der Agrumen befaßt sich Gasparrini, G., Osservazioni sopra alcune malattie degli organi vegetativi degli Agrumi, Napoli 1862. Glaser, L., schrieb „Die der Land- und Forstwirtschaft schädlichen und nützlichen Thiere", Aarau 1862. Nur 12 Seiten umfaßt ein im Druck erschienener Vortrag von Grotrian, Der Harzer Rüsselkäfer, Hildesheim 1862. Ein umfangreiches Werk von 640 Seiten mit 8 kolorierten Tafeln und vielen Textfiguren ist Harris, T. W., Treatise on some of the insects injurious to vegetation, 3. ed. Boston 1862. Keller, A., schrieb ein Heft „Sulla malattia delle uve", Padova 1862, Leube, G., Über den Hausschwamm, sein Entstehen und die Mittel zu seiner Vertilgung, Ulm 1862. Erwähnt sei noch: Ratzeburg, J. T. C., Die Nachkrankheiten und die Reproduktion der Kiefer nach dem Fraß der Forleule, Berlin 1862. — Im Jahre 1863 schrieb de Bary, H. A., Recherches sur le développement de quelques champignons parasites, Paris 1863. Mit der Unkrautfrage befaßt sich: Loebe, W., Die Unkräuter des Feldes und Landes, Leipzig 1863, und derselbe Verfasser schrieb: „Die Freunde und Feinde des Landwirths und Gärtners", Hamburg 1893. Von großem Wert sind die Arbeiten von Oersted, A. S., Om syddomme hos planterne, sam foraarsages of Snylteswampe nawnling om Rost och Brand, Kopenhagen 1863. Unbedeutend ist das Buch von Schwerdtmann, J., Die kleinen Feinde des Gartenbaus und der Land- und Forstwirtschaft, Berlin 1863. — de Bary, H. A., bringt in seinen „Beiträgen zur Morphologie und Physiologie der Pilze", Frankfurt a. M. 1864—66, die vollständige Ent-

wicklungsgeschichte von *Taphrina Pruni*, dem Erzeuger der Narrenkrankheit der Pflaumen. G. v. Frauenfeld schrieb „Über einige Pflanzenverwüster", Wien 1864, und Krohn über „Die Vertilgung des Maikäfers und seiner Larve", Berlin 1864. Das Buch von Löbe, W., Die Krankheiten der Kulturpflanzen auf Äckern, in Obstanlagen, Wein-, Gemüse- und Blumengärten, Hamburg 1864, ist eine recht ausführliche Arbeit, in die Literaturangaben eingefügt sind und auch seltener vorkommende Pflanzen wie Orangen und Maulbeerbäume berücksichtigt werden. Von Vogt, C., stammt schließlich „Vorlesungen über nützliche und schädliche, verkannte und verläumdete Thiere", Leipzig 1864. — Auch das Jahr 1865 bringt wieder eine Anzahl bedeutsamer Bücher: Cooke, M. C., fügt seinem „Rust, smut, mildew, and mould: an introduction to the study of microscopic Fungi", London 1865, nahezu 300 bunte Abbildungen bei. Für die Forstwirtschaft von Wichtigkeit ist: v. Löffelholz-Colberg, F., Beitrag zu einer kritischen Nachweisung über die Schüttekrankheit der Föhre oder Kiefer mit Angabe der verschiedenen Ansichten über Entstehung und Wesen dieser Krankheit überhaupt, Berlin 1865. Für das Studium der Kartoffel ist wertvoll: Regel, E., Kartoffelcultur. Kartoffelkrankheit und vergleichende Versuche über den Werth von 440 verschiedenen Kartoffelsorten für den Anbau, Erlangen 1865. de Stefani, S., behandelt eine neue Krankheit am Rizinus „Sopra una nuova malattia che attaca il Ricinus communis L.", Verona 1865. Von Taschenberg, E. L., stammen „Die der Landwirtschaft schädlichen Insekten und Würmer", Leipzig 1865, mit 7 kolorierten Tafeln, auch unter dem Namen „Naturgeschichte der wirbellosen Thiere, die in Deutschland, sowie in den Provinzen Preußen und Posen den Feld-, Wiesen- und Weide-Kulturpflanzen schädlich werden". Eine durch das Kgl. Preußische Landes-Ökonomie-Kollegium mit dem ersten Preis gekrönte Schrift. — 1866 trat de Bary, H. A., mit seiner wertvollen Arbeit: „Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten", Leipzig 1866, hervor. Dieselbe bildet in Hofmeisters Handbuch der Botanik Band 2, die erste Abteilung. de Bérenger, A., behandelt den Rizinus in „Intorno la generazione della crittogama del Ricino", Verona 1866. Hoffmann, Über den Flugbrand. Ustilago carbo Tul. (Uredo segetum Pers.), 1866, stellte das Eindringen der Keimfäden des Pilzes am Keimknoten *(Coleorhiza)* fest. Das Buch von Kirchhof, E., Das Unkraut, erlebte Leipzig 1866 bereits die dritte Auflage. Den Rübenschädlingen gewidmet ist: Koltz, J. P. J., Les petits ennemis de la betterave. Mémoire sur les insectes nuisibles de la betterave et les affections morbides qui attaquent cette plante, Paris 1866. Für die Verhältnisse in Rußland ist die Arbeit: Köppen, F. T., Über die Heuschrecken in Südrußland. Nebst einem Anhang über einige andere daselbst vorkommende schädliche Insekten, St. Petersburg 1866, bestimmt. Von allgemeinem Interesse erscheint: Menault, E., Les insectes considérés comme nuisibles à l'agriculture. Moyens de les combattre, Paris 1866. Eine wichtige Veröffentlichung ist: Oersted, A. S., Om Berberisserust og Graesrust, Kopenhagen 1866. de Stefani, S., setzt seine Beobachtungen über die Erkrankung des Rizinus fort: Ceomi storici ed Osservazioni pratiche sopra la nuova malattia del Ricino nella provincia Veronese, Verona 1866. Willkomm, M., beginnt mit einer Veröffentlichung:

„Die mikroskopischen Feinde des Waldes. Naturwissenschaftliche Beiträge zur Kenntnis der Baum- und Holzkrankheiten für Forstmänner und Botaniker", 1. Heft, Dresden 1866, 2. Heft im folgenden Jahr — Ein Landwirt namens Markham aus dem Staate Michigan in Nord-Amerika behauptet, bereits 1867 Schweinfurter Grün gegen den Kartoffelkäfer verwandt zu haben und damit der erste gewesen zu sein, welcher Arsenmittel als Schädlingsvertilgungsmittel benutzte.[1]) Arsenverbindungen wurden jedoch bereits bei Plinius, also in weit früheren Jahrhunderten, zur Schädlingsbekämpfung angewandt. Ammann, A., Die Pflanzenkrankheiten, Stuttgart 1867, ist ein kleines mehr für den Praktiker bestimmtes Buch und eingeteilt nach Krankheiten der Wurzeln, der oberirdischen Vegetationsorgane, der Fortpflanzungsorgane, der Blüten und Früchte. Boisduval, J., bringt in seinem „Essai sur l'entomologie horticole", Paris 1867 z. B. Angaben über *Rhizoglyphus hyazinthi*, welcher Schädling von ihm benannt wurde. Forstwirtschaftlich wichtig ist: Ferrari, J. A., Die forst- und baumzuchtschädlichen Borkenkäfer (Tomicides Lac.) aus der Familie der Holzverderber (Scolytides Lac.), Wien 1867. Das Buch von Glaser, L., Landwirtschaftliches Ungeziefer, dessen Feinde und Vertilgungsmittel. Illustriertes Handbuch mit 16 Tafeln und kolorierten Abbildungen, Mannheim 1867, wird von Nördlinger (Die kl. Feinde der Landwirtschaft 1869, S. IX) nicht besonders gelobt, da er bereits richtig gestellte Beobachtungen, kritiklos aus anderen Büchern abschreibend, wieder verfälschte. Oerstedt, A. S., schrieb „Nouveaux essais de semis faits avec des champignons parasites", Kopenhagen 1867. Genannt sei noch Schiewek, Über Pflanzenverbänderung, Diss. Breslau 1867, und die Zeitschrift: Insectologie agricole, Journal traitant des insectes utiles et leurs produits et des insectes nuisibles et de leurs dégâts, 1867—70, die erste mir bis jetzt bekannt gewordene periodische Erscheinung, die in ihrem Titel direkt auf Schädlinge hinweist. — Im folgenden Jahre kam: Beiche, W. E., Die schädlichen und nützlichen Vögel Deutschlands, Berlin 1868, heraus. Verwandten Stoff behandelt: Giebel, C. G., Die nützlichen Vögel unserer Äcker, Wiesen, Gärten und Wälder, Berlin 1868. Das merkwürdigste Werk jener Zeit ist jedoch: Hallier, E., Phytopathologie. Die Krankheiten der Culturgewächse, Leipzig 1868, mit 5 Tafeln. Dasselbe gliedert sich in zwei Bücher. Das erste behandelt die Krankheiten, entspringend aus dem Verhältnis der Pflanzen zur anorganischen Natur, mit den Abschnitten „Durch atmosphärische Einflüsse bedingte Krankheiten" und „Durch den Boden vermittelte Krankheiten". Das zweite Buch: Krankheiten, entspringend aus dem Verhältnis der Pflanzen zu den Organismen, mit den Abschnitten „Krankheiten hervorgerufen durch den Einfluß der Pflanzen, durch den Einfluß der Thiere und den Einfluß des Menschen". Am Schluß findet sich eine kleine Literatursammlung. Hallier vertritt in seinen Werken eine besondere Anschauung. Seine sogenannte „Plastidentheorie", die zu vielen Streitereien Veranlassung gab, kommt besonders in den später, im Jahre 1895 erschienenen Arbeiten „Die Plastiden der niederen Pflanzen" und „Die Pestkrankheiten (Infektionskrankheiten) der Kulturgewächse" zum Ausdruck. Bei Gelegenheit der Cholera-Versammlung in Weimar

[1]) Hollrung, M., Die Mittel zur Bekämpfung der Pflanzenkrankheiten, 1923, 249.

(1868) trat er zum ersten Male mit der Behauptung auf, daß die von Nägeli als Spaltpilze *(Schizomyceten)* zusammengefaßten Formen keine selbständigen Organismen seien, sondern Erzeugnisse des Plasmas verschiedener Fadenpilzgruppen darstellen. Aus diesem Grunde sei die Nägelische Familie der Spaltpilze aus dem System zu streichen und die gesamten Infektionskrankheiten auf die Wirkung von Plasmaprodukten (Plastiden) zurückzuführen. „Um also den Ursprung der Infektionskrankheiten aufzufinden, hat man bei jeder derselben zu untersuchen, welcher bestimmte Pilz aus seinem Plasma die Kontagionszellen (Bakterien, *Mikrokokkus* usw.) erzeugt und auf welche Weise das geschieht." Betreffs der durch die *Phytophthora* erzeugten Kartoffelkrankheit wird nicht bestritten, daß dieser Pilz die Ursache der Krankheit sei, aber er sei es weniger direkt, als vielmehr durch Bakterien. „Vor allen Dingen habe ich bewiesen, daß die Bakterien, welche die absolute Ursache der Kartoffelpest sind, von den Plastiden der *Phytophthora* erzeugt werden und daß diese, sind sie erst einmal ausgebildet, zur Erzeugung der Pest durchaus genügen, und es des Mycels und der Knospen der *Phytophthora* gar nicht mehr bedarf." Bei allen Infektionskrankheiten kommen zweifellos drei Momente in Betracht: „1. Absolute Ursache; 2. Äußere oder allgemeine Begünstigung (Gelegenheitsursache oder Disposition); 3. Persönliche Begünstigung, d. h. Empfänglichkeit des Erkrankenden." — Nach diesen zeitlich schon über das Ziel gehenden Ausführungen soll mit dem Jahre 1869 fortgefahren werden. Mit Tierseuchen durch Pilze beschäftigt sich die Arbeit: Bail, T., Über Pilzepizootien der forstverheerenden Raupen, Danzig 1869. Beiche, W. E., schrieb: „Beschreibung der bekanntesten für die Landwirtschaft schädlichen Insekten, Würmer usw. nebst Angabe der Vertilgungsmittel", Leipzig 1869. Bernatz, W., veröffentlichte „Der Engerling und der Maulwurf auf der Wiese. Nebst Anleitung zur Vertilgung der Maikäfer", München 1869. Viele Auflagen bis in die neueste Zeit erlebte: Calwer, C. G., und Jäger, G., Käferbuch. Naturgeschichte der Käfer Europas, Stuttgart 1869, das in vielfacher Hinsicht befruchtend auf den Werdegang der Kenntnis der Schädlinge einwirkte (vgl. 1858). Geibel, C. G., Landwirtschaftl che Zoologie, Glogau 1869, ist ein umfangreicher Band von 827 Seiten mit 519 Abbildungen und behandelt in ausführlicher Weise alle der Landwirtschaft nützlichen und schädlichen Tiere. Bemerkenswert ist Masters, M., Vegetable Teratology, London 1869. Genannt seien noch Rees, M., Die Rostpilzformen der deutschen Coniferen, Halle 1869, und Thomas, F., Über Phytoptus Duj. und eine größere Anzahl neuer oder wenig gekannter Mißbildungen, welche diese Milbe an Pflanzen hervorbringt, Programm Gotha 1869. Nicht zu vergessen ist an dieser Stelle die von Hallier, E., und Zürn, F. A., herausgegebene „Zeitschrift für Parasitenkunde", Jena 1869—1875, von der nur 4 Bände erschienen sind und die eine Anzahl phytopathologischer Beiträge enthält, wie z. B. Dränert, F. M., Bericht über die Krankheit des Zuckerrohrs. — Aus dem Jahre 1870 seien genannt: Loebe, W., Die Unkräuter des Feldes und des Landes, Dresden 1870. — Mit dem Jahre 1871 beginnen die hervorragenden Veröffentlichungen über die Pilze von Brefeld, O., Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie I—XV, Leipzig 1871—1912. — Zur Witterungskunde gehört: Dillmann, C., Der Hagel, Gedanken über seine Entstehung und Verhütung, Stutt-

gart 1872. Ein das Gesamtgebiet umfassendes Pilzwerk ist: Eidam, Der gegenwärtige Standpunkt der Mykologie mit Rücksicht auf die Lehre der Infektionskrankheiten, Berlin 1872 (2. Aufl.). Rehm, E., schrieb über „Die Entwicklung eines die Kleearten zerstörenden Pilzes (Sclerotinia trifoliorum Eriks.)", Göttingen 1872, und Taschenberg, O., Die dem Wein- und Obstbau schädlichen Insekten, Bonn 1872. — 1873 veröffentlichte Göppert, H. R., seine Arbeit „Über die Folgen äußerer Verletzungen der Bäume, insbesondere der Eichen und Obstbäume", Breslau. Der von Just herausgegebene „Botanische Jahresbericht" begann zu erscheinen und wurde für die Zukunft auch Sammelstelle für die Veröffentlichungen auf dem Gebiete der schädlichen Pilze. — Für die Forstwissenschaft von großer Bedeutung ist Hartig, R., Wichtige Krankheiten der Waldbäume, Berlin 1874, mit 8 Doppeltafeln und 160 Abbildungen. Heße schrieb „Phythium de Barynum, ein endophytischer Schmarotzer", Halle 1874, und untersuchte eingehend die durch den Pilz hervorgerufenen Fäulniserscheinungen. Ein bis heute noch nicht übertroffenes Nachschlagewerk ist: Kaltenbach, J. H., Die Pflanzenfeinde aus der Klasse der Insekten, Stuttgart 1874. Ein nach Pflanzenfamilien geordnetes Handbuch sämtlicher auf den einheimischen Pflanzen bisher beobachteten Insekten. Der Band umfaßt 848 Seiten und 402 Holzschnitte von Pflanzenbildern. Zahlreiche Verzeichnisse erleichtern die Benutzung. Koch verdanken wir eingehende „Untersuchungen über die Entwicklung der Cuscutaceen", Bonn 1874. Um dieselbe Zeit kam die erste Ausgabe von P. Sorauers Handbuch der Pflanzenkrankheiten, Berlin, im Verlag von Paul Parey heraus. In ihm wird zuerst die Anschauung, daß bei allen Krankheiten nicht nur die direkte Ursache, sondern auch frühere, vorbereitende Stadien und bei den parasitären Angriffen, die den Parasiten in seiner Entwicklung begünstigenden Nebenumstände einschließlich der Disposition des Nährorganismus zu berücksichtigen sind, in die Phytopathologie eingeführt. Zu nennen wäre noch eine Anzahl wertvoller Veröffentlichungen von Taschenberg, E. L., Entomologie für Gärtner und Gartenfreunde oder Naturgeschichte der dem Gartenbau schädlichen Insekten, Würmer usw. sowie ihrer natürlichen Feinde nebst Angaben der gegen erstere anzuwendenden Schutzmittel, Bremen 1874. Zur bequemeren Benutzung ist dem Bande eine Liste der befallenen Pflanzen beigefügt nebst Angabe der schädigenden Tiere. Von demselben Verfasser stammt eine „Forstwirthschaftliche Insekten-Kunde oder Naturgeschichte der den deutschen Forsten schädlichen Insekten, Angabe der Gegenmittel nebst Hinweis auf die wichtigsten Waldbeschützer unter den Thieren", Bremen 1874. Endlich schrieb er auf Veranlassung des Deutschen Pomologenvereines den ersten Band des Werkes „Schutz der Obstbäume und deren Früchte gegen feindliche Thiere und gegen Krankheiten", welcher die Tiere behandelt, Stuttgart 1874, während der zweite Band, die Krankheiten, von E. Lucas, Stuttgart 1879, herauskam. Beide Bände waren besonders für die Praxis bestimmt und mit vielen Abbildungen versehen. Dann wäre noch zu nennen: Wolff, R., Der Brand des Getreides, seine Ursachen und seine Verhütung, Halle 1874. — Stark fördernd wirkte Cohn, D., Untersuchungen über Bakterien, 1875. Dillmann, C., schrieb über „Die Reblaus", Reutlingen 1875, und Gerstecker, A., über den „Kartoffelkäfer". Im Auftrage des Kgl. Preußischen Ministeriums für die Land-

wirtschaftlichen Angelegenheiten, Berlin 1875. Es handelte sich dabei um den Koloradokäfer, dessen Einschleppung man stark befürchtete. Ein kleines, illustriertes Buch ist: Lippert, J., Des Landmannes Gaeste in Haus und Hof, in Wiese und Feld, Prag 1875. — Als wertvolles Werk für die Kenntnis der Blattläuse gilt Buckton, Monograph of the British Aphides, London 1876—83. Cramer, C., schrieb „Über den Gitterrost der Birnbäume", Solothurn 1876. Henschel, G., gab einen „Leitfaden zur Bestimmung der schädlichen Forst- und Obstbaum-Insekten", Wien 1876, heraus, und Gerstäcker, A., der bereits im vergangenen Jahre genannt wurde, schrieb über „Die Wanderheuschrecke (Oedipoda migratoria L.)", Berlin 1876, eine gemeinverständliche Darstellung ihrer Naturgeschichte, Lebensweise, Schädlichkeit und der Mittel zu ihrer Vertilgung. — 1877 erschien Goethe, R., Mitteilungen über den Krebs der Apfelbäume, Straßburg, Berlin und Leipzig, Kober, J., behandelt „Maulwurf und Nagetiere", Stuttgart 1877. Zu denken wäre noch an Kuntze, O., Die Schutzmittel der Pflanzen gegen Thiere und Wetterungunst, Studien über Phytophylaxis und Phytogeogenesis, Leipzig 1877 (Gratisbeilage zur Botanischen Zeitung), und Nägeli, C. V., Die niederen Pilze in ihrer Beziehung zu den Infektionskrankheiten und der Gesundheitspflege, München 1877. Die damals herrschende Gefahr, den Kartoffelkäfer einzuschleppen, der in der Umgebung von Köln gefunden worden war, veranlaßte die Schokoladen-Fabrk Gebrüder Stollwerck in Köln, zu belehrenden Zwecken ein Kästchen anfertigen zu lassen, in dem Eier, Larve, Puppe und Käfer in getreuer Nachbildung zu sehen waren. Dasselbe kam überall in Schulen und Vereinen zur Verteilung und enthielt auf dem für das Kästchen dienenden Einpackpapier eine Beschreibung des Schädlings: „Der Colorado- oder Kartoffel-Käfer *Chrysomela (Doryphora) decemlineata*". Ein Werk von allgemeiner Bedeutung ist d'Arbois Jubainville, A., et Vesque, J., Les Maladies des Plantes cult. Paris 1878. Weiter wären anzuführen: Becker, E., Feinde der Obstbäume und Gartenfrüchte, 1878, Gentry, The House Sparrow at home and abroad. Philadelphia 1878, mit 128 Seiten. Hallier, E., Die Plastiden der niederen Pflanzen, ihre selbständige Entwicklung, ihr Eindringen in die Gewebe und ihre verheerende Wirkung, Leipzig 1878, wobei auf die Angaben im Jahre 1868 hingewiesen sei. Ridley, C. V., Über dem Weinstock schädliche Insekten. Die Rebenphylloxera, Phylloxera vastatrix, Heidelberg 1878. Sorauer, P., Untersuchungen über die Ringelkrankheit und den Rußtau der Hyazinthen, Berlin und Leipzig 1878. v. Thümen, F., bearbeitete „Die Pilze des Weinstockes", Wien 1878. — Für den Kartoffelbau von Beachtung ist Berthold, G., und Reinke, J., Die Zersetzung der Kartoffel durch Pilze, Berlin 1879, Tropische Kulturen behandelt: Comstock, J. H., Report upon Cotton Insects, 1879. Sorauer, P., schrieb über: „Obstbaumkrankheiten", Berlin 1879. Als umfangreiches Werk ist noch zu erwähnen: Taschenberg, E. L., Praktische Insektenkunde oder Naturgeschichte aller derjenigen Insekten, mit welchen wir in Deutschland nach den bisherigen Erfahrungen in nähere Berührung kommen können, nebst Angabe der Bekämpfungsmittel gegen die schädlichen unter ihnen, Bremen 1879—80, Teil 1—5. — Von der Flut von Einzelwerken aus dem Jahre 1880 seien erwähnt: Altum, Unsere Mäuse in ihrer forstlichen Bedeutung, Berlin. v. Binzer, C. A. L., Schädliche und nützliche

Forstinsekten, Berlin. Brischke, G. G. A., Die Blattminierer in Danzigs Umgebung. Eine umfangreiche, ausführliche zusammenfassende Veröffentlichung ist Frank, A. B., Die Krankheiten der Pflanzen, Breslau (2. Aufl. 1896), in drei mit Abbildungen versehenen Bänden, von denen der erste „Die durch anorganische Einflüsse hervorgerufenen Krankheiten", der zweite „Die pilzparasitären Krankheiten" und der dritte „Die tierparasitären Krankheiten" umfaßt. Den Einfluß der Kälte auf die Pflanzen untersuchte: Kunisch, H., Über die tödliche Wirkung niederer Temperaturen auf die Pflanzen, Dissert. Breslau 1880.

Zweiter Abschnitt

Allgemeine Pflanzenpathologie

Von

Oberregierungsrat Prof. Dr. Hermann Morstatt

Biologische Reichsanstalt Berlin-Dahlem

Einleitung: Die neuere Entwicklung der Pflanzenpathologie.

I. **Das Wesen der Krankheit.** Krankheitsbegriff. Krankheitserscheinungen. Krankheitsursachen. Krankheitsvorgänge; Pathogenese. Einteilung der Krankheiten.

II. **Die Bedingtheit der Erkrankung.** 1. Pflanze und Umwelt. Allgemeine Pflanzenökologie; Phänologie. Konstitution und Disposition; Prädisposition; Degeneration und Abbau. Immunität und Resistenz. 2. Pflanzliche Krankheitserreger und Umwelt (Aggressivität und Virulenz). 3. Tierische Schädlinge und Umwelt (Massenwechsel und Epidemiologie).

Einleitung: Die neuere Entwicklung der Pflanzenpathologie

Die breitere Entwicklung der Erforschung von Pflanzenkrankheiten ist erst etwa 50 Jahre alt. Zwar war das erste Lehrbuch der Pflanzenkrankheiten, das sich den heutigen vergleichen läßt, von Julius Kühn schon 1858 erschienen, aber die Zahl der Forscher, die sich mit Pflanzenkrankheiten beschäftigten, war noch gering, und sowohl der Staat wie die landwirtschaftlichen Organisationen hatten eine unmittelbare Förderung noch nicht als ihre Aufgabe erkannt.

Nun belebte sich aber das Interesse an den Pflanzenkrankheiten, die Zahl der Schriften über sie nahm zu, und bald wurden auch die ersten Forschungsstätten gegründet. Als Vorläufer dieser Bewegung hatte 1868 ein Medizinalrat Fuchs in Karlsruhe, seiner Zeit vorauseilend, unter Begründung mit den Fortschritten der Wissenschaft die Anstellung von „Staats-Pflanzenärzten" — die Bezeichnung Pflanzenarzt gebraucht auch Hartig in der 3. Auflage seines Lehrbuches (1900) — gefordert[1]), aber erst 1889 gelang es dem Einflusse von Julius Kühn, die Errichtung einer ersten Forschungsstelle in Deutschland, der Versuchsstation für Nematodenforschung, späteren Versuchsstation für Pflanzenkrankheiten in Halle a. S. durchzusetzen. 1874 war die erste Auflage des Sorauerschen Handbuches der Pflanzenkrankheiten erschienen; es folgte 1880 dasjenige von A. B. Frank, und 1891 konnte Sorauer die Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten eröffnen, der 1898 der Hollrungsche Jahresbericht folgte. Damit hatte sich die Pflanzenpathologie als selbständiger Zweig der an-

[1]) In: Amerling, C., Gesammelte Aufsätze aus dem Gebiet der Naturökonomie und Physiokratie, Prag 1868.

gewandten Wissenschaft durchgesetzt, und es ist charakteristisch, daß damals schon in Deutschland die Zusammenfassung botanischer und zoologischer Forschung zu einer Pflanzenschutzforschung erfolgt war, während in manchen anderen Ländern bis heute die Phytopathologie im engeren Sinne als mykologische und bakteriologische Forschung und die angewandte Entomologie ihre eigenen Wege gehen. Als Forschungsrichtungen müssen sie natürlicherweise getrennt sein, da niemand mehr Botanik und Zoologie in gleicher Weise beherrschen kann, aber ihre parallele Vereinigung in Pflanzenschutzinstituten und in der Pflanzenschutzliteratur wie im Unterricht ist ein Erfordernis der praktischen Aufgaben, denen beide dienen. Ihre Entwicklung als Forschungstätigkeit muß daher auch im folgenden getrennt betrachtet werden, während ihre Organisation gemeinsam darzustellen ist, die auch in den Ländern mit scharf getrennter Forschung immer mehr zusammenläuft.

In seinem Vortrag: *Fifty years of pathology* hat E. F. Smith[1]) aufgezeigt, wie die Pflanzenpathologie auf den Fortschritten von drei wissenschaftlichen Richtungen aufbauen konnte, der systematischen Mykologie, deren Hauptvertreter Corda, Fries, Tulasne gewesen waren, der angewandten Mykologie, wie sie sich in den Untersuchungen über Pflanzenkrankheiten von Kühn, De Bary, Brefeld, Farlow und Berkeley ausgebildet hatte, und der Bakteriologie und allgemeinen Pathologie, die gerade damals durch Pasteur und R. Koch einen glänzenden Aufschwung nahm und die ganze Medizin umgestaltete. Hier ist insbesondere De Barys „Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze" zu erwähnen, die 1884 erschien und durch Zusammenfassung der neuen Forschungen und Festlegung der Terminologie die Grundlage aller Weiterarbeit bildete. Hiermit war es auch schon gegeben, daß die Pflanzenpathologie ganz unter dem Einfluß der pathologischen bzw. ätiologischen Richtung stand, der erst allmählich von den neueren ökologischen und epidemiologischen Anschauungen, die man gegenüber den kausalen wohl als die konditionalen bezeichnen kann, abgelöst wurden. Die Arbeit dieser mykologischen Forscher, die wir, wie H. H. Whetzel sagt, nur zu sehr geneigt sind, als Phytopathologen anzusehen, nahm einen ungemeinen Aufschwung. Zahlreiche Pilze wurden aufgefunden und beschrieben und Kulturmethoden für die Ermittlung ihrer Entwicklung ausgearbeitet. In jedem Falle galt es dann, die parasitäre Natur der Krankheiten durch die Kriterien der Isolierung und Reinkultur des Pilzes und der gelungenen Infektion mit dieser nachzuweisen. Damit wurde auch der Begriff des Parasitismus bei den Pilzen immer mehr geklärt und der Unterschied zwischen parasitischen und saprophytischen Pilzen, primär und sekundär parasitischen, obligaten und fakultativen Parasiten herausgearbeitet.

Die Bakteriologie, deren Methodik einen starken Einfluß auf die Mykologie hatte, blieb zunächst ausgeschaltet, nachdem die letzten vereinzelten Zweifel, ob die bei vielen Pilzkrankheiten die Gewebe zerstörenden Fäulnisbakterien nicht in den Entwicklungsgang der pathogenen Pilze gehörten, beseitigt waren und man sich daran gewöhnt hatte, bei der Reinkultur der Pilze die Bakterien auszuschließen. Den Fortschritten der medizinischen Bakteriologie gegenüber,

[1]) Proc. Intern. Congr. Plant Sciences Ithaca 1926; 1929, 13—46.

die allmählich fast alle Infektionskrankheiten als bakterielle erkannte, hatte sich die Meinung herausgebildet, daß wohl die menschlichen und tierischen Krankheiten von Bakterien, die pflanzlichen aber von Pilzen erzeugt seien. Inzwischen hatte aber E. F. Smith in Nordamerika die Bearbeitung bakterieller Pflanzenkrankheiten aufgenommen und um die Jahrhundertwende spielte sich sein berühmter Streit mit A. Fischer ab, der das Vorkommen solcher Krankheiten überhaupt leugnete. Eine wesentliche Rolle für die Beendigung des Streites spielte die Entdeckung und Beschreibung des Erregers der Schwarzbeinigkeit der Kartoffel, des *Bacillus phytophthorus*, durch Appel im Jahre 1902. Seitdem ist, wie durch die Bearbeitung im 2. Band dieses Handbuches von Stapp gezeigt wurde, eine große Zahl von echten Bakteriosen bekannt, so daß von einem prinzipiellen Unterschied zwischen Pilzen und Bakterien in Hinsicht ihrer Pathogenität gegen Pflanzen keine Rede mehr sein kann.

Eine Folge der ausschließlichen Parasitenforschung war auch die Loslösung der Pflanzenpathologie von der allgemeinen Botanik und die lange Zeit herrschende scharfe Trennung zwischen reiner und angewandter Wissenschaft. Hatten die älteren Lehrbücher der Botanik, wie z. B. Willdenows Grundriß der Kräuterkunde (7. Aufl. 1831), neben dem physiologischen Kapitel auch die Krankheiten der Pflanzen noch besonders aufgenommen, so ist die Pathologie von den späteren (z. B. Schleiden 1860, Strasburgers Lehrbuch) vollständig ignoriert worden. Erst mit Küsters Pathologischer Pflanzenanatomie (1. Aufl. 1903) zog wieder ein Teil der Pathologie in die wissenschaftliche Botanik ein, und Küster hat auch in sein Lehrbuch der Botanik (1920) die Pathologie aufgenommen. Es war natürlich notwendig, nachdem Parasiten als die Erreger der meisten Pflanzenkrankheiten erkannt waren, diese genau zu erforschen, aber die Untersuchung der nichtparasitären Krankheiten sowie die eigentliche Pathologie der Pflanze trat dabei zu sehr in den Hintergrund.

Wie solche Richtungen niemals ganz rein das Feld beherrschen, so hat gerade der Begründer und bedeutendste Vertreter der wissenschaftlichen Pflanzenpathologie in Deutschland, P. Sorauer, von jeher im Anschluß an die Literatur der Zeit vor der Ära der Parasiten die Umweltbedingtheit der Pflanzenkrankheiten in der Form seiner Prädispositionslehre vertreten. In zeitgemäßer Umbildung ist diese erst jetzt zur Herrschaft gelangt. Sorauer hat seine Lehre u. a. auf dem Wiener landwirtschaftlichen Kongreß 1907 so formuliert: „Zum Zustandekommen einer parasitären Krankheit und ihrem Auswachsen zu einer Epidemie gehört nicht nur die Gegenwart des Parasiten, sondern stets auch eine bestimmte ihn begünstigende Beschaffenheit seines Nährbodens, d. h. seiner Nährpflanze. — So schätzbar alle Studien über die Entwicklungsgeschichte der einzelnen Parasiten auch sind, sie sind solange ungenügend, als sie nicht die Abhängigkeit des parasitären Organismus von den äußeren Einflüssen und der Beschaffenheit des Nährorganismus in den Vordergrund stellen."

Im Prinzip war das die Fortsetzung der alten Pathologie, die den Bedingungen des Zustandekommens von Krankheiten, eben wegen der Unkenntnis der Erreger, besondere Beachtung geschenkt hatte. Sie wurde nun als ökologische Richtung, wohl unter dem Einfluß der beherrschenden Stellung der Physiologie in der Botanik, allmählich weiterentwickelt und u. a. besonders von

L. R. Jones in Madison (Wisconsin) und H. H. Whetzel in Ithaca (N. Y.) gefördert. Aber auch die ökologische Forschung wandte sich bis heute fast ausschließlich den Erregern, nicht der Pflanze zu. Von ihrem gegenwärtigen Stand, der in anderen Kapiteln weiter auszuführen ist, zeugen A. Zimmermanns „Sammelreferate über die Beziehungen zwischen Parasit und Wirtspflanze" (im Centralbl. f. Bakteriologie usw. II. Abt. 1924—27) und Fischer und Gäumann, Biologie der pflanzenbewohnenden parasitischen Pilze, Jena 1929.

Morphologische und physiologische Forschungen an der kranken Pflanze, die noch Sorauer lebhaft betrieben hatte, wurden nur wenig gepflegt. Dagegen entfalteten sich andere Zweige, wie die Immunitätsforschung und -züchtung, die dem ökologisch-mykologischen Arbeitsfeld entstammt und deren Stand schon 1917 von E. Molz (Über die Züchtung widerstandsfähiger Sorten unserer Kulturpflanzen, Berlin 1917) zusammenfassend dargestellt werden konnte.

Eine besonders im letzten Jahrzehnt verbreitete und am meisten in Nordamerika, wo sie bis zu einem gewissen Grade die bakteriologische Krankheitsforschung ablöste, später auch in Holland (Quanjer) betriebene Forschungsrichtung befaßt sich mit den Viruskrankheiten, deren praktische Bedeutung teils erst erkannt, teils in starker Zunahme begriffen ist. Die wichtigsten dieser Krankheiten sind die Mosaikkrankheiten des Tabaks, des Zuckerrohrs, der Leguminosen und die verschiedenen Viruskrankheiten der Kartoffel.

Eine allgemeine Krankheitslehre ist bei all diesen Richtungen der Forschung nicht entwickelt worden. Es ist ganz zutreffend bemerkt worden, daß die Phytopathologie keine Zeit hatte, wie die Medizin ein wissenschaftliches System zu entwickeln, da ihre Entstehung in eine Zeit fiel, in der die Krankheitsursachen die Forschung ausschließlich beschäftigten. So sind noch Klebahns „Grundzüge der allgemeinen Phytopathologie", Berlin 1912, eine rein ätiologische Aufzählung, wobei wohl die Symptome einigermaßen berücksichtigt werden. Eine bessere Einteilung der Krankheiten haben Appel und Westerdijk (1919) gegeben. Ein Versuch einer Behandlung der allgemeinen Pathologie und einer Zusammenfassung des Gesamtgebietes liegt in Morstatts „Einführung in die Pflanzenpathologie" (Berlin 1923) vor, während die allgemeinen Lehrbücher sich durchweg in ihren Einteilungen mehr oder weniger auf Darstellungen des Parasitismus und der sonstigen Krankheitsursachen beschränken. Neuerdings sind jedoch Arbeiten von H. H. Whetzel zur Schaffung einer allgemeinen Pathologie im Gange.[1])

Ganz ähnlich wie in der engeren Pflanzenpathologie ist auch die neuere Entwicklung der Entomologie vor sich gegangen und vielleicht ist auf diesem Gebiet die rein wissenschaftliche Forschung noch mehr als auf der anderen Seite von der angewandten Wissenschaft angeregt und gefördert worden. Auch hier galt ursprünglich die Arbeit noch hauptsächlich der Morphologie und Systematik und dann der Beobachtung zur Ermittlung der Lebensgeschichte der Insekten. Es war dann schon der Übergang zum Experiment, wenn der Ent-

[1]) Vgl. Whetzel, H. H., The terminology of phytopathology. Proc. Intern. Congr. Plant Sciences, Ithaca, II, 1929, 1204—1215.

wicklungsverlauf durch die Zucht der Insekten festgestellt wurde. So wurde allmählich eine Menge von Insekten beschrieben und zahllose Einzelbeobachtungen über sie angehäuft; wichtige Beispiele hiervon sind, wie Howard[1]) in seiner Geschichte der Entomologie anführt, der Schwammspinner, die San-José-Schildlaus, der Kapselkäfer der Baumwolle, denen auf europäischer Seite besonders die Reblaus gegenüberzustellen ist. So hat sich die ursprünglich mehr empirische Schädlingskunde allmählich in wissenschaftliche entomologische Forschung umgewandelt.

Im letzten Jahrzehnt setzt sich dann die neuere ökologische Richtung mehr und mehr durch, welche die Ursachen und Zusammenhänge in der Epidemiologie der Insekten erforscht und bald auch zu Versuchen der theoretischen Formulierung des Massenwechsels fortschreitet, stets mit dem Ziele der Prognose von Insektenplagen.[2]) Dabei wurde anfänglich die biologische Komponente unter den Faktoren des Massenwechsels stark überschätzt, während die Forschung sich weiterhin den klimatischen Faktoren zuwandte, die wiederum zum Teil (z. B. die Temperatur) als allein ausschlaggebend angesehen wurden. Die Wahrheit liegt wohl in der richtigen Einschätzung des Zusammenwirkens aller Faktoren und die Aufgabe besteht darin, von Fall zu Fall zu entscheiden, welcher Faktor oder welche Kombination von Faktoren jeweils den beherrschenden Einfluß ausübt. Wichtiger als die theoretische Spekulation und Formulierung wird auf längere Zeit noch das Erarbeiten von Beobachtungen in dieser neuen Richtung sein, denn, wie Blunck (1930) ausführt: „Zu Spekulation und Polemik ist es noch zu früh und nie zu spät."

Ähnlich wie in der Mykologie, aber doch in geringerem Umfang sind auch ökologische Probleme, die mit der Pflanze in Zusammenhang stehen, untersucht worden, wie die Regulierung des Wachstums der Pflanzen durch Aussaattermine, Düngung, Bodenverhältnisse, die Auswahl und Züchtung widerstandsfähiger Sorten, die Wirtswahl der Parasiten und Entstehung physiologischer Rassen, auch die Phasen des Parasitismus und die Beziehungen zwischen Parasit und Wirt.[3]) Diese Fragen werden in den folgenden Kapiteln näher zu erörtern sein.

Einen breiten Raum in der Forschung nimmt auch die biologische Bekämpfung von Insekten und Unkräutern ein, die überhaupt erst eine Errungenschaft der letzten Jahrzehnte ist. Sie gehört schon zu dem unmittelbarer praktischen Gebiet der Schädlingsbekämpfung.

Man kann sich fragen, ob nicht die Fortschritte der letzten 50 Jahre im praktischen Pflanzenschutz, in der Schädlingsbekämpfung noch viel größer waren als in der Forschung. Man kann diese Fortschritte ermessen, wenn man bedenkt, daß erst 1885 Millardet die Kupferkalkbrühe einführte, die anfänglich noch mit einem Besen auf die Reben verspritzt wurde. Es genügt hier anzuführen, daß die ganze Spritz- und Stäubetechnik und die Getreidebeizung

[1]) Howard, L. O., A history of applied entomology. Smithson. Misc. Coll. 84, 1930.

[2]) Vgl. Escherich, K., Das neue Gesicht der Forstentomologie, Forstwiss. Zentralbl. 52, 1930, 525–545, und Friederichs, K., Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesondere der Entomologie; Berlin 1930.

[3]) Vgl. Imms, A. D., Recent advances in entomology, London 1931.

mit ihren Mitteln und Apparaten in dieser Zeit erst entwickelt wurden. In der neueren Zeit wirkt sich auch hier die ökologische Richtung in der Betonung vorbeugender Kulturmaßnahmen aus, wie Korff[1]) schon 1922 hervorgehoben hat: „Es hat sich sonach im Pflanzenschutz eine Umwandlung vollzogen, indem im Gegensatz zu der früher im Vordergrund stehenden direkten Bekämpfung der Pflanzenkrankheiten jetzt der Schwerpunkt auf die indirekte oder vorbeugende Bekämpfung gelegt und eine Pflanzenhygiene angestrebt wird."

Ähnlich fällt auch die Einrichtung von Versuchsstationen, die organisatorische Entwicklung des Pflanzenschutzes und eines staatlichen Pflanzenschutzdienstes für Erforschung und Überwachung der Pflanzenkrankheiten ganz in diesen Zeitraum.[2]) Und wie in der Forschung haben die wichtigsten Entwicklungen und die großzügigsten Fortschritte erst nach dem Weltkriege eingesetzt.

Während der erste Entomologe in den Vereinigten Staaten im Jahre 1862, der erste Pflanzenpathologe dort im Jahre 1886 eingestellt wurde, fällt in die Zwischenzeit die schon erwähnte Errichtung der ersten deutschen Versuchsstation für Pflanzenkrankheiten. Der weitere Ausbau des staatlichen Versuchs- und Forschungswesens ging dann in Deutschland langsamer vor sich als in Nordamerika und führte nicht zu gleicher Ausdehnung. Ursprünglich hatte der 1889 begründete Sonderausschuß für Pflanzenschutz der Deutschen Landwirtschaftsgesellschaft Auskunftsstellen errichtet und seit 1891 jährlich Berichte über das Auftreten von Pflanzenkrankheiten veröffentlicht, die dann seit 1898 von der „Biologischen" Abteilung des Kais. Gesundheitsamtes, späteren Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft übernommen wurden. Auch die Länder hatten, insbesondere Preußen seit 1902, eigene Pflanzenschutzstationen, meist im Anschluß an die Landwirtschaftskammern, errichtet. Es ist charakteristisch, daß mit dem erwähnten Sonderausschuß zugleich das Wort „Pflanzenschutz" erscheint; es zeigt, daß diese von der praktischen Landwirtschaft ausgehenden Bestrebungen von vornherein die Zusammenfassung der Forschungsrichtungen, vor allem der Mykologie und Entomologie, die in anderen Ländern zum Teil bis heute in getrennten Instituten bearbeitet werden, durchgeführt haben. Der Ausbau der Biologischen Reichsanstalt sowie der organisatorische Zusammenschluß der Stationen der Länder des Reiches als „Deutscher Pflanzenschutzdienst" fanden dann 1920 ihren Abschluß.[3])

Der Stand des Pflanzenschutzes im Auslande ist für die Zeit vor dem Kriege in den vom Internationalen Landwirtschaftsinstitut in Rom herausgegebenen Berichten (Le service de protection des plantes dans les divers pays, 1914) dargestellt. Die im Verhältnis zur Größe ihres Gebietes bestentwickelten Einrichtungen besaßen schon damals Holland und Dänemark, während die meisten

[1]) Korff, Grundzüge des praktischen Pflanzenschutzes. Landw. Wochenschr. Prov. Sachsen **24**, 1922, Nr. 26 u. 27.

[2]) Vgl. hierzu: Morstatt, H., Die Entwicklung der Pflanzenpathologie und des Pflanzenschutzes. Naturwiss. Wochenschr. **19**, 1920, 817—822, und Band 6 dieses Handbuches.

[3]) Vgl. Appel, Die Organisation des Pflanzenschutzes im Deutschen Reich. Arb. der D. L. G. Heft 314, 1921; Morstatt, H., Die Biologische Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft und die Pflanzenschutzforschung. In: Forschungsinstitute, hrsg. von L. Brauer u. a., 2. Bd. Hamburg 1930, 200—216.

anderen Länder die Pflanzenschutzforschung und den Pflanzenschutzdienst erst nach dem Kriege auf den gegenwärtigen Stand ausgebaut haben, wie auch die neugeschaffenen Staaten sich entsprechende Einrichtungen schufen. In gleicher Weise hat sich auch der Pflanzenschutz der tropischen Länder und Kolonien entwickelt, von denen insbesondere Niederländisch-Indien schon gleichzeitig mit den Vereinigten Staaten und den europäischen Ländern ein hochentwickeltes Versuchswesen, das zu einem großen Teile von Pflanzervereinigungen unterhalten wird, ausgebildet haben. Für das britische Reich sind hier die beiden zentralen Institute, das Imperial Institute of Entomology seit 1910 und das Imperial Institute of Mycology seit 1921 besonders zu erwähnen. Den Anstoß zum Ausbau des Pflanzenschutzdienstes gab vielfach die immer weiter greifende Gesetzgebung in Pflanzenschutzfragen. Neben der innerstaatlichen Regelung von Bekämpfungsmaßnahmen hat hier die zunehmende Verschleppung von Krankheiten und Schädlingen durch den Verkehr zu internationalen Vereinbarungen und zur internen Überwachung der Pflanzenein- und -ausfuhr geführt. Schon im Jahre 1881 wurde die internationale Reblauskonvention von Bern geschlossen, der eine internationale Konvention von 1878 und im Deutschen Reich ein Verbot der Einfuhr von Reben von 1873 vorangegangen waren. Weitere Anlässe waren für Deutschland die seit 1877 mehrere Male wiederholten Einschleppungen des Koloradokäfers und die Gefahr der Einschleppung der San-José-Schildlaus, die im Jahre 1898 zu einer Verordnung über die Einfuhr von lebenden Pflanzen und frischem Obst aus Amerika führte. Heute bestehen in allen Staaten zahlreiche Vorschriften über die Einfuhr von Pflanzen aus dem Auslande, wohl am besten ausgebildet und am schärfsten durchgeführt in den Vereinigten Staaten, wo seit 1912 ein grundlegendes Pflanzenschutzgesetz besteht.

I. Das Wesen der Krankheit

Krankheitsbegriff

In der Pathologie des Menschen versteht man unter Krankheit die Summe der in einem Körper ablaufenden abnormen Lebensprozesse. Sie ist also kein Zustand, sondern eine Summe von Vorgängen.

Klebahn bezeichnet in seinen Grundzügen der allgemeinen Phytopathologie[1]) als Krankheit jede Abweichung vom normalen Verlauf der Lebensvorgänge, die in dem Sinne stattfindet, daß das Leben des Organismus oder seiner Teile dadurch bedroht wird. Sorauer unterschied dagegen absolute und relative Krankheiten, wobei er als absolute Krankheiten diejenigen Lebensäußerungen eines Organismus bezeichnete, welche von der normalen Funktion abweichen und die Existenz des Organismus bedrohen. Relative Krankheiten nannte er die Störungen in der Entwicklung einer von der natürlichen Norm abweichenden Kulturnorm, also Abweichungen, die an sich keinen pathologischen Charakter zu tragen brauchen und nur Störungen hinsichtlich des Kulturzweckes der Pflanze bedeuten.

[1]) Berlin 1912.

Wir sehen, daß nur die ersterwähnte Definition einen allgemeinen Krankheitsbegriff umschreibt. Dementsprechend formuliert auch Whetzel[1]), indem er dabei die Beziehungen zwischen Träger und Erreger der Krankheit im Auge hat: *Disease is an injurious physiological process, a response on the part of the suscept to pathogenic irritation.* Schon Klebahns Definition weicht davon ab, indem sie eine — nicht notwendige — Folge der Krankheit, die Bedrohung des Lebens des Organismus — man könnte hinzufügen: der Erhaltung der Art — einführt, und Sorauer geht noch darüber hinaus und berücksichtigt neben dem Selbstzweck des pflanzlichen Organismus den Kulturzweck, der ihm durch seine Beziehung zum Haushalt des Menschen zukommt. Wir werden also das Wesen der Krankheit bei den Pflanzen nicht anders als beim tierischen Organismus als eine dem Organismus schädliche Abweichung der Lebensprozesse von der Norm zusammenfassen, werden aber dabei in der Pflanzenpathologie, soweit sie wie hier angewandte Wissenschaft ist, neben der natürlichen Norm auch die vom Menschen gesetzte Kulturnorm berücksichtigen müssen. Schleiden (zit. aus Kühn, S. 3)[2]) ging sogar so weit, allen Kulturpflanzen, weil sie nicht unter den natürlichen Bedingungen wachsen, eine allgemeine innere Krankheitsanlage zuzuschreiben. Wir müssen aber selbstverständlich den Begriff der Norm auch auf die der natürlichen Variabilität der Pflanzen entspringenden Modifikationen ausdehnen und können nur Störungen der Norm als Krankheiten ansehen, d. h. Abweichungen, deren Ursachen nicht mehr eine Modifikation, sondern darüber hinaus eine Schädigung auslösen. Wie überall in der Natur, so ist auch hier keine scharfe Grenze gesetzt und sind die Extreme durch Übergangsstufen verbunden.

In das Gebiet der Pflanzenpathologie fallen demnach alle durch schädliche Einflüsse der Außenwelt, seien es unbelebte oder belebte Faktoren, hervorgerufenen Formveränderungen und Funktionsstörungen. So sind besonders auch die Gallen und die Mißbildungen *(Terata)* hierzu zu rechnen, wenn auch die letzteren bei Kulturgewächsen nur eine sehr geringe Rolle spielen. Dagegen sind die Unkräuter biologisch nur Raum- und Nahrungskonkurrenten und vermindern nur mittelbar den Ertrag der Kulturpflanzen, sie gehören also strenggenommen nicht mehr in das Gebiet der Pathologie, wenn sie auch eine wichtige Frage für den praktischen Pflanzenschutz darstellen.

Rückschläge von Eigenschaften der Kulturformen zur Wildform, wie sie z. B. bei Kohlarten vorkommen, können nicht als pathologische Erscheinungen bezeichnet werden, ebensowenig wie solche Kulturformen selbst. Beide gehören noch zu den Modifikationen; die Pathologie der Kulturpflanzen muß sich aber mit ihnen befassen, soweit der Kulturwert einer Pflanze durch sie beeinträchtigt wird.

Da wir die Krankheit nicht als einen Zustand, sondern als eine Summe von Vorgängen ansehen, ist auch das Krankheitsbild ein Symptomenkomplex und nicht identisch mit einer einzelnen Krankheitserscheinung. Im Verlauf der Krankheit können die Symptome wechseln, sie können auch an den einzelnen

[1]) Whetzel, H. H., and Mc Callan, S. E. A., Studies on fungicides. I. Concepts and terminology. Cornell Agr. Expt. Stat. Mem. 128, 1930.

[2]) Kühn, J., Die Krankheiten der Kulturgewächse, ihre Ursachen und ihre Verhütung, Berlin 1859.

Organen verschieden auftreten. Nach dem wichtigsten Merkmal, dem Hauptsymptom, wird die Krankheit in der Regel bezeichnet, wenn sie ihren Namen nicht von dem Erreger hat.

Da die schädlichen Tiere, insbesondere unter den Insekten, sich von Pflanzen ernähren, ohne Parasiten zu sein, spielen neben den Krankheiten im eigentlichen Sinne, d. h. den Reaktionen der Pflanze auf fremde Einflüsse, die Beschädigungen eine praktisch sehr wichtige Rolle, bei denen der Reaktion der Pflanze gar keine oder eine sehr geringe Bedeutung zukommt. Auch hier gibt es keine scharfe und für die theoretische Betrachtung überhaupt keine Grenze, und der Gegensatz, der sich auch im Titel vieler einschlägiger Bücher und Arbeiten ausspricht, drückt nur das jeweilige Vorwiegen der Reaktion oder des fremden Eingriffes aus.

Während jede Gesamtdarstellung die Beschädigungen durch Tiere in die Krankheitslehre einbezieht und der Unterschied zwischen Krankheiten und Beschädigungen für den praktischen Pflanzenschutz erst eine sekundäre Bedeutung hat, ist die Forschung aus geschichtlichen Gründen und aus praktischer Notwendigkeit im wesentlichen zwei ganz verschiedenen Disziplinen zugefallen, der Mykologie (im weiteren Umfange der angewandten Botanik) und der Entomologie (im weiteren Umfange der angewandten Zoologie). Diese Trennung in ätiologisch bestimmte Arbeitsgebiete hat dann lange Zeit zu einer Vernachlässigung der Untersuchung nichtparasitärer Krankheiten geführt, wie sie andererseits die merkwürdige Folge hatte, daß die Nematodenkrankheiten wegen der Ähnlichkeit des Krankheitsbildes zu den eigentlichen Krankheiten gerechnet und mit den durch Pilze und Bakterien verursachten zusammen bearbeitet wurden.

Die gesamte Pflanzenpathologie gliedert sich in:

A. Die allgemeine Krankheitslehre. Diese enthält die vergleichende Beschreibung der Krankheiten und stellt die Erscheinungsformen oder Symptome und ihren Ablauf (Symptomatik) und zugleich die Erkennung der Krankheiten aus den Symptomen bzw. mit Hilfe des Nachweises der Erreger (Diagnostik) dar. Sie untersucht ferner die den Krankheiten zugrunde liegenden zellularpathologischen Krankheitsvorgänge (Pathologie) und die Ursachen und Erreger der Krankheiten (Ätiologie). Schließlich hat sie die teils im Verhalten der Pflanze, teils im Verhalten der Erreger gegenüber den verschiedenen Umwelteinflüssen liegenden Bedingungen für das Zustandekommen der Erkrankungen zu untersuchen und daraus die Lehren für die Erkrankung des Einzelindividuums wie für die Massenerkrankung, die Großschäden und Epidemien abzuleiten (Ökologie bzw. Epidemiologie).

B. Die spezielle Pflanzenpathologie beschreibt sodann die einzelnen Krankheiten, ihre Ursachen und Erreger und die Behandlung der Krankheiten durch vorbeugende und bekämpfende Mittel oder Maßnahmen.

Wir werden daher unter Zugrundelegen des gegenwärtigen Standes unserer Wissenschaft die folgenden Kapitel anzuführen haben:

Die äußeren Krankheitserscheinungen oder Symptome (Symptomatik).
Die Ursachen der Pflanzenkrankheiten (Ätiologie).
Die inneren Krankheitsvorgänge (Pathologie s. str.).
Die Einteilung der Pflanzenkrankheiten (Systematik).
Die Bedingtheit der Erkrankung (Ökologie).

Krankheitserscheinungen

Die Auffassung der Krankheit als Symptomenkomplex enthält schon die Tatsache, daß meist verschiedene Symptome entweder gleichzeitig oder im Verlaufe der Krankheit das Krankheitsbild ausmachen. Gewöhnlich werden nun die Krankheiten nach dem Hauptsymptom benannt, z. B. die Welken, Fäulen, Blattflecken, so daß ein Überblick über die Krankheitserscheinungen vielfach einheitliche Krankheitsgruppen zusammenfassen läßt. Eine wissenschaftliche Einteilung der Krankheiten entsteht dadurch ebensowenig wie durch die übliche Anordnung nach den Ursachen und Erregern, dagegen gibt die Übersicht der Symptome (Symptomologie) wegen ihrer diagnostischen Bedeutung die beste Einführung in die Kenntnis der Pflanzenkrankheiten und hat den Vorteil, an das allgemein Bekannte anzuknüpfen.

Wohl werden häufig dieselben Krankheitserscheinungen durch gleiche oder ähnliche Ursachen und Erreger hervorgerufen, aber andererseits können auch ganz verschiedene Ursachen gleiche oder ähnliche Krankheitsbilder erzeugen, wobei teils dieselben zellularpathologischen Vorgänge zugrunde liegen (z. B. Fäulen durch Bakterien, Pilze, Nematoden; Nekrosen), teils spezifische Reaktionen der Pflanze (z. B. Rotfärbung mancher Gramineen, Gallenbildung in bestimmten Pflanzenfamilien). Man kann im allgemeinen je nach dem Einzelfall eine Reihenfolge von Symptomen, Anfangs—Haupt—Endsymptom, und mittelbare Folgeerscheinungen oder gleichzeitig auftretende Haupt- und Nebensymptome unterscheiden. Dabei kann das Hauptsymptom im Verlauf der Krankheit wechseln, so ist z. B. das Welken, das im einfachsten Falle reversibel ist, bei krautartigen Pflanzen Hauptsymptom und geht dann unmittelbar in Fäule oder Dürre über. Bei Bäumen ist besonders ein teilweises Welken meist weniger auffällig und die folgende Dürre stellt das Hauptsymptom dar. Die Fruchtkörper von *Polyporus* und ähnlichen Pilzen (Konsolenpilze) an Bäumen können lange Zeit einziges und somit Hauptsymptom sein, während sie später, wenn Zweig- und Aststerben eingetreten sind, zum weniger auffälligen Nebensymptom werden, wobei sie allerdings für die Erkennung der Krankheit wesentlich sind. Dagegen ist bei dem durch *Stereum purpureum* verursachten Milchglanz der Obstbäume die Verfärbung lange Zeit einziges Symptom, und andere Erscheinungen, wie Welken und Dürre sowie das Auftreten von Fruchtkörpern des Pilzes, stellen sich erst sehr spät ein. Auch sonst kann derselbe Erreger ganz verschiedene Krankheitsbilder auslösen (z. B. *Gloeosporium nervisequum*). Bei Insektenschäden sind häufig erst die Folgeerscheinungen von großer Bedeutung und zugleich schwer auf bestimmte Ursachen zurückzuführen. Zunächst ist das Fraßbild (Blattbeschädigung, Entlaubung) oder auch der Schädling selbst die auffälligste Erscheinung; es kann aber ausgefallen sein, wenn die Folgeerscheinungen wie Zweig- und Astdürre, Verkrüppelung, Bildung von Wasserreisern, Ertragsschäden usw. sich zeigen. Auch Hexenbesen sind vielfach Folgeerscheinungen von Pilzbefall oder Insektenschäden und treten unzweifelhaft gegenüber der vorangegangenen Knospenschädigung als Hauptsymptom auf. So setzt sich das Krankheitsbild aus mehr oder weniger zahlreichen und wechselnden Einzelheiten zusammen und ist nicht identisch mit einem Symptom, sondern besteht aus einem Symptomenkomplex.

Einfache Aufzählungen von Symptomen der Krankheiten sind bisher in einigen Lehrbüchern gegeben worden; eine Zusammenfassung zu bestimmten Gruppen findet sich bei Heald.[1]) In der nachfolgenden Übersicht sind die Krankheitserscheinungen nach Morstatt[2]) in ausführlicher Weise systematisch zusammengestellt, wobei wir mit leichten, oft noch reversiblen Veränderungen, dem Welken und der Verfärbung, beginnen. Es folgen die Absterbeerscheinungen (Nekrosen), denen wir auch beim normalen Altern und Absterben der Pflanzen begegnen. Rein pathogen bedingt sind dagegen die Formveränderungen. Diesen aktiven Vorgängen gegenüber stehen die Wunden, bei denen die Pflanze überwiegend passiv erscheint (z. B. Blattfraß gegenüber Blattflecken), und die Ausscheidungen, die teils an Wundreaktionen, teils an mehr oder weniger normale Vorgänge anschließen. Als letzte Gruppe müssen die Erreger von Krankheiten selbst angeschlossen werden, soweit sie als epiphytische Organismen ausschließlich oder wenigstens mehr als die Reaktion der Pflanze zum äußeren Krankheitsbild gehören, somit das Hauptsymptom darstellen (z. B. echter Mehltau, Pflanzenläuse). Beispiele dieser Gruppen sind auf beistehender Tafel abgebildet.

Übersicht über die Krankheitserscheinungen der Pflanzen

1. Welkeerscheinungen
2. Verfärbungen
   a) Allgemeine Verfärbung.
   b) Teilweise Verfärbung
      α) Panaschierung,
      β) Mosaikkrankheit.
   c) Flecke
      α) Trockenflecke,
      β) Brenner,
      γ) Rindenbrand,
      δ) Wurzel- u. Knollenflecke,
      ε) Innere Trockenflecke.
3. Absterbeerscheinungen
   a) Abwerfen von Organen
      α) Blattfall,
      β) Abwerfen von Blüten und Früchten.

[1]) Heald, F. D., Manual of plant diseases. New York und London 1926.
[2]) Morstatt, H., Einführung in die Pflanzenpathologie. Berlin 1923 (S. 3).

Erklärung der Abb. 7

1. Welkeerscheinungen: Welkekrankheit der Gurken, *Bacillus tracheiphilus EFS.* (Nach E. F. Smith, Bacterial diseases of plants.)
2. Verfärbungen. Flecke: Fusikladium am Apfelblatt (Orig.); Brenner: Brennfleckenkrankheit der Bohnen, *Colletotrichum Lindemuthianum* (Orig.).
3. Absterbeerscheinungen. Dürre: Spitzendürre von Monilia an Kirschen (nach Flugbl. 14 der Biol. Reichsanst.). Fäule: Schwarzbeinigkeit der Kartoffel (nach Flugbl. 28).
4. Formveränderungen. Verkümmerung: *Uromyces pisi* an *Euphorbia Cyparissias* (Orig.). Neubildungen: Blutlauskrebs (nach Flugbl. 33); Kartoffelkrebs (nach Flugbl. 53); Tuberositäten und Nodositäten der Reblaus an Rebwurzel (nach Börner in Sorauer Bd. 6, 1932, S. 704).
5. Wunden. Hagelschlagwunden an Rebtrieb (Orig.); Erdflohfraß an Kohl (Orig.); Minen der Rübenfliege (Orig.).
6. Ausscheidungen. Gummifluß an Pfirsichzweig (Orig.).
7. Parasiten. Brand: Gerstenflugbrand, *Ustilago nuda* (nach Flugbl. 48); Mutterkorn an Roggen, *Claviceps purpurea* (nach Dressel); Schildlaus an Rebtrieb, *Eulecanium corni* (Orig.).

1. Welkeerscheinungen
2. Verfärbungen
Flecke
Brenner
3. Absterbeerscheinungen
Dürre
Faule
4. Formveränderungen
Verkümmerung
Neubildungen
5. Wunden
Hagel
Frass
Minen
6. Ausscheidungen
Gummifluss
7. Parasiten
Brand
Mutterkorn
Schildlaus

b) Dürren
α) Vertrocknen ganzer Pflanzen,
β) Blattdürre,
γ) Vertrocknen von Blütenständen,
δ) Spitzendürre und Zweigsterben.
c) Fäulen
α) Fäulen grüner Pflanzenteile,
β) Wurzelfäulen,
γ) Fäulen holziger Pflanzenteile,
δ) Fäulen von Speicherorganen und Früchten.

4. Formveränderungen
a) Größenveränderung
α) Zwergwuchs,
β) Riesenwuchs.
b) Einfache Formveränderung
α) Veränderte Wuchsformen,
β) Veränderte Formen von Organen.
c) Verkümmerung und Wucherung, Etiolement.
d) Mißbildungen
α) Verbänderung,
β) Durchwachsung,
γ) Pelorien,
δ) Vergrünung.
e) Neubildungen
α) Gallen,
β) Vermehrte Knospenbildung.

5. Wunden
a) Atmosphärische Einflüsse.
b) Maserknollen und Krebswunden.
c) Tierfraß
α) durch kauende Tiere,
β) Nagefraß und Schabefraß,
γ) durch saugende Tiere,
δ) Bohr- und Minierfraß.

6. Ausscheidungen
a) Honigtau und Blutungsdruck,
b) Gummi- und Harzfluß,
c) Schleimfluß.

7. Epiphyten und Parasiten als Hauptsymptome von Krankheiten
a) Epiphyten.
b) Epiphytische Parasiten
α) Blütenpflanzen,
β) Pilze,
γ) Insekten.
c) Fruchtformen und Dauerzustände von Pilzen.

1. Welkeerscheinungen

Das Welken der Pflanzen ist ein physiologischer Vorgang und beruht auf unzureichendem Turgordruck infolge von Störungen des Gleichgewichtes zwischen Wasserzufuhr und Verdunstung in den grünen Pflanzenteilen und Speicherorganen. Es ist demzufolge eine Krankheitserscheinung für sich, sofern eben nur eine Störung des Wasserhaushaltes der Pflanze durch ungenügende Wasserzufuhr oder übermäßige Verdunstung, der die Pflanze nicht durch Regulierung entgegenzuwirken vermag, vorliegt. Andererseits tritt es als Folgeerscheinung aller Störungen in der Funktion der Wurzeln und Leitungsbahnen auf, welche die Zufuhr des Wassers zu den grünen Pflanzenteilen hemmen.

Man unterscheidet ein mechanisches Welken bei wirklichem Wassermangel im Boden und ein physiologisches Welken, das bei Wasserreichtum durch unvollkommenes Funktionieren der Wurzeln, z. B. bei zu hohem Salzgehalt oder zu niedriger Temperatur des Bodens, eintritt.

Nichtparasitäre Erscheinung ist das Welken als Folge langdauernder oder plötzlicher Trockenheit (Hitzschlag) und das Welken infolge des Frosttodes beim Auftauen erfrorener Pflanzenteile. Als parasitär verursachte Folgeerscheinung tritt das Welken hauptsächlich bei Wurzelfäulen und anderen Fäulen (Stengel- und Keimlingsfäulen) auf, z. B. Umfallen der Keimpflanzen, Fußkrankheiten, Rübenmüdigkeit. Hierher gehören auch die sogenannten Welkekrankheiten, d. h. die durch Pilze, z. B. durch Fusarien oder Alternaria verursachten Gefäßkrankheiten (Tracheomykosen, Welkekrankheit der Kartoffel, Erbsen, Cucurbitaceen). Sie sind alle zugleich mit Vergilben oder Vertrocknen der Blätter verbunden.

2. Verfärbungen

Weitaus das häufigste Symptom bei Pflanzenkrankheiten ist die Verfärbung, da die grüne Farbe der assimilierenden Organe von der normalen Funktion der Chlorophyllkörner abhängt und die meisten Stoffwechselstörungen die Assimilation beeinträchtigen. Somit können schon leichte Degenerationserscheinungen in den grünen Zellen eine Verfärbung bedingen, während andererseits alle nekrotischen Prozesse mit dem Absterben der Zellen auch das Chlorophyll zerstören.

a) Allgemeine Verfärbungen von grünen Pflanzenteilen

Die häufigste Verfärbung dieser Art ist das durch Abnahme des Chlorophyllgehaltes bedingte Vergilben. Es bedeutet also eine Störung der Assimilationstätigkeit und tritt ein beim Etiolieren der Triebe infolge Lichtmangels und bei ungenügender Nährstoffzufuhr durch die Wurzeln und Leitungsbahnen. Chlorose oder Ikterus nennt man die durch Eisenmangel hervorgerufene Gelbsucht, doch treten ganz ähnliche Erscheinungen bei der durch stauende Nässe (Sauerstoffmangel) und andere Ursachen gehemmten Tätigkeit der Wurzeln und bei Wurzelfäule auf.

Eine besondere, den Mosaikkrankheiten nahestehende Form der Gelbsucht ist die übertragbare Gelbsucht. Sie gehört zu den Viruskrankheiten und ist von Verkümmerung der Pflanzen und Gefäßerkrankung begleitet.

Auf Störungen der Leitungsbahnen beruht das Vergilben von Veredelungen; ebenso dasjenige bei Fußkrankheiten und Gefäßkrankheiten. Auch durch Frostwirkung treten ähnliche Gelbfärbungen ein (Vergilben der Bohnen).

Gelbfärbungen einzelner Organe, die oft nur partiell eintreten, aber nicht fest umgrenzte Flecke bilden, kommen noch bei Rauchschäden und bei Schäden saugender Insekten (Zikaden, *Psylla buxi*) vor.

Statt der Gelbfärbung kann auch Rotfärbung eintreten, besonders bekannt bei vielen Gramineen (Getreide), bei Weinreben (Laubrausch, roter Brenner) und bei Hopfen (Kupferbrand).

Bei ernsteren Störungen geht die gelbliche Färbung mehr in Weiß über, so bei der Taubährigkeit und Weißährigkeit.

Lediglich durch Abhebung der Epidermis entsteht der durch einen Pilz verursachte Milchglanz der Obstbäume (s. Holzfäule).

Zu den Erscheinungen der Buntfärbung leitet der Albinismus über, die totale Weißfärbung durch Verschwinden des Chlorophylls (Getreidesämlinge, Buchensämlinge).

Braunfärbung des Laubes tritt stets beim Absterben durch Vertrocknen ein (s. d., Dürre).

b) Teilweise Verfärbung

Unter teilweiser Verfärbung (Buntfärbung) werden besondere Verfärbungen der Blätter zusammengefaßt, die teils erbliche Eigenschaften sind, teils durch Infektion übertragen werden.

Panaschierung oder Buntblättrigkeit sind vererbliche Erscheinungen, die sich durch eine gewisse Regelmäßigkeit im Bilde auszeichnen. Das normale Grün der Blattspreiten ist mit gelblichen oder weißen Teilen in ganz verschiedener

Form und Ausdehnung durchsetzt (buntblätterige Ziergehölze und Sträucher, gestreifte Gräser). Zum Teil gehören diese Erscheinungen ebenso wie die Mosaikkrankheiten zu den Viruskrankheiten.

Die Mosaikkrankheiten beruhen in der Bildung hellerer, grünlicher oder weißlicher Flecken auf den Blättern, wobei die übrigen Partien zum Teil eine dunkler grüne Färbung annehmen. Sie sind meist mit Verdickung der kranken Stellen, auch mit Phloemnekrose verbunden und gehen in der Folge in Kräuselung und Verkümmerung über.

Sordago heißt eine vererbliche Blattfleckenkrankheit an *Mirabilis jalapa*, die in hellbraunen Sprenkeln besteht, wobei die kranken Pflanzen kleiner bleiben als gesunde.

c) Flecke

Unter Flecken verstehen wir die örtlich begrenzte Verfärbung an einzelnen Organen, die aus den verschiedensten anorganischen und parasitären Ursachen eintritt. Ihre histologische Grundlage ist entweder Degeneration der betreffenden Gewebe (helle Flecke) oder, wie in den meisten Fällen, eine Nekrose (dunkle Flecke), wodurch sie sich den Absterbeerscheinungen anschließen, wie denn auch die letzteren stets von Verfärbungen begleitet sind. Charakteristische Unterscheidungsmerkmale bieten im einzelnen die Lokalisation, Form, Umgrenzung und Farbe der Flecke, oft auch noch ihr Entwicklungsverlauf.

α) Trockenflecke an Blättern, Trieben und Früchten

Rein physiologisch entstehen kleine dunkle Flecke durch Absterben von Rindenwarzen und Perldrüsen (z. B. Weinrebe). Fleckenbildung infolge mechanischer Verletzung tritt ein bei leichtem Hagelschlag (an Getreide helle Flecke; an Trieben helle, später dunkel werdende Flecke), ebenso an Reibestellen durch Absterben und Vernarbung verletzter Hautgewebe: Reibeflecke an Trieben.

Durch Hitzewirkung entstehen die Brennflecke in Gewächshäusern und die Sonnenbrandflecke auf Früchten (Obst, Tomaten). Von Einflüssen der Bodenbeschaffenheit (Kali) rührt die Dörrfleckenkrankheit des Hafers her.

Gewebezerstörung durch chemische Einflüsse liegt vor bei den sogenannten Spritzflecken ätzender Bekämpfungsmittel (z. B. Bordeauxflecken).

Die überwiegende Mehrzahl der Fleckenbildungen sind Pilzflecke; sie entstehen durch begrenztes Wachstum von Pilzinfektionen und werden nach ihrer Form und Lokalisation z. B. als Blattfleckenkrankheit, Dörrfleckenkrankheit, Streifenkrankheit, Schwarznervigkeit (Nervenfleckigkeit) u. dergl. bezeichnet. Fällt das abgetötete Gewebe, meist unter Hinterlassung eines gefärbten Randes, aus, so bezeichnet man sie als Schußlöcherkrankheit. Ähnliche Flecke wie von Pilzen werden auch von Bakterien verursacht; ferner gehört die Fettfleckenkrankheit hierzu.

Unscharf begrenzte helle Flecke entstehen häufig durch die Tätigkeit saugender Insekten (Blattläuse usw.).

β) Brenner

In tiefere Gewebeschichten eindringende Flecke mit Zerstörung des Gewebes und infolgedessen Einsinken der Oberhaut. An Stengeln und fleischigen Pflanzenteilen.

Nichtparasitäre Brenner: Formalinflecke der Kartoffeln.

Parasitäre: Brennfleckenkrankheit der Bohnen auf Stengeln, Hülsen, Samen und Keimpflanzen; Anthraknose oder Schwarzbrenner (Schwindpocken) der Reben; Stengelbrenner des Klees; alle drei Krankheiten sind durch *Gloeosporium*-Arten verursacht.

γ) Rindenbrand

Die Fleckenbildungen auf holzigen Pflanzenteilen treten als Rindenbrand auf. Es sind durch Zerstörung der Rindenschichten dunkelgefärbte und eingesunkene Partien, die, wenn sie von Pilzinfektionen herrühren, auch ineinander übergehen können und in diesen Fällen das Anfangsstadium von Zweigdürre oder Rindenfäule sind. Der Name Rindenbrand ist lediglich von der äußeren Ähnlichkeit mit Verbrennungen abgeleitet.

Als Frostbrand oder Frostplatten (auch als Rindenfäule) bezeichnet man die durch teilweises Erfrieren der Rinde entstehenden Zerstörungen, wobei die Rinde dem Holze fest aufsitzt. Ein Absterben der Rinde in plattenförmigen Partien, die sich allmählich vom Holze loslösen, ist der Sonnenbrand, der durch übermäßige Erhitzung des Stammes zustande kommt (Obstbäume). Ähnlich wie beim Frostbrand zerstörte Partien entstehen z. B. auch bei der Behandlung der Obstbäume mit ungeeigneten Karbolineumsorten.

Pilzlicher Rindenbrand sind z. B. die Flecke von *Phoma abietis* auf Tannen und die Anfangsstadien von *Monilia* auf Steinobst und *Nectria galligena* auf Apfelbäumen und der Grind des Kernobstes *(Fusicladium)*.

δ) Wurzel- und Knollenflecke, Schorf

Diese treten in der Hauptsache als sogenannte Schorfe auf, die teils durch anorganische Schädigungen der Rinde oder Oberhaut, teils durch Pilz- und Bakterienwucherungen oder den Nagefraß kleiner Tiere verursacht sind. Häufigere Beispiele sind der Kartoffelschorf, der Rübenschorf und der Sellerieschorf (*Actinomyces* u. a.).

ε) Innere Trockenflecke

Im Innern fleischiger Gewebe entstehende Fleckenbildungen, welche sich von den Fäulen dadurch unterscheiden, daß sie nicht unbegrenzt fortschreiten. Sie sind nichtparasitären Ursprungs.

Dazu gehören die Stippflecken der Äpfel, die Eisenfleckigkeit der Kartoffeln und das sogenannte schwarze Herz der Kartoffeln.

3. Absterbeerscheinungen von Organen

Allen Absterbeerscheinungen liegt Nekrose, also das Absterben von Geweben und das völlige Aufhören ihrer Funktion, zugrunde. Sie unterscheiden sich dadurch von den Welkeerscheinungen und den allgemeinen Verfärbungen, außerdem durch den raschen Verlauf der Vorgänge, wobei Welken und Verfärbung nur als Übergangsstadium auftritt. Von den Flecken sind sie durch die Ausdehnung auf ganze Organe bzw. das unbegrenzte Fortschreiten der Zerstörungsprozesse verschieden.

a) Abwerfen von Organen

Das Abwerfen von Blättern, Blüten und Früchten beruht auf vorzeitiger Ausbildung der Trennungsschichten, die durch verschiedene Stoffwechselstörungen ausgelöst wird.

a) Der Blattfall hat zum Teil dieselben Ursachen wie die Dürre: intensive Sonnenbestrahlung und Trockenheit des Bodens (Hitzelaubfall). Er tritt aber auch, wie das Welken, als Folge zu niederer Temperaturen ein, wenn dadurch die Wasserzufuhr von den Wurzeln gehemmt wird; ferner bei allgemein ungenügender Ernährung der Bäume und außerdem zuweilen als Folgen von Spritzschäden, besonders durch Kupferbrühen. Durch parasitische Pilze verursacht sind die Blattfallkrankheiten der Weinrebe *(Plasmopara)*, der Johannisbeeren (*Gloeosporium*; mit Pilzflecken verbunden); die Schüttekrankheit der Kiefer *(Lophodermium)* und der Lupine durch starken Mehltaubefall. Auch bei Milben- und Blattlausbefall, wenn sie zu allmählichem Absterben des Laubes führen, tritt zuweilen Blattfall ein. Nicht zu verwechseln mit diesem Vorgang ist der Nadelfall von Lärchen bei Befall durch *Coleophora*, welche die Nadeln oberhalb der Gelenke abfrißt, und ähnliche tierische Schäden.

b) Ebenso wie der Blattfall kommt das Abwerfen von Blüten und Früchten zustande; teils infolge von Trockenheit (Durchrieseln der Rebenblüten), teils infolge von Insektenbefall (z. B. bei Früchten), aber auch infolge anderer Stoffwechselstörungen, wie z. B. unzeitiger Regenfälle, welche neues Treiben der Pflanzen veranlassen.

b) Dürren

Dürre ist das Absterben von Pflanzen oder ihren Organen unter Bräunung und Vertrocknung. Die häufigsten Ursachen sind Hitze, Trockenheit, Parasiten. Bei Pilzbefall geht das Absterben von innen her vor sich und entspricht, mit Ausnahme des Vertrocknens der äußeren Teile, den Fäulen; diese Dürren sind also typische Trockenfäulen.

α) Eine Dürre als Absterben ganzer Pflanzen ist das Verscheinen des Getreides bei Trockenheit; überhaupt das Vertrocknen monokotyler Gewächse, bei denen kein Abwerfen der Blätter eintritt (Wiesengräser).

β) Blattdürre tritt auf als Blattranddürre durch Windwirkung und bei Phosphatmangel, weniger scharf ausgeprägt bei Kalimangel; als Verdorren der ganzen Blätter durch Erfrieren, wenn die Blätter nicht ausgereift sind und die Trennungsschicht nicht ausgebildet ist; ferner beim Absterben infolge von Rauchschäden, aber auch bei starkem Befall durch Pilze oder Baktererien (Blattfleckenkrankheit) und Insekten.

γ) Das Vertrocknen von Blütenständen kommt in gleicher Weise wie die Blattdürre zustande.

δ) Spitzendürre und Zweigsterben (twig blight) können durch Blitzschäden (Gipfeldürre) oder Trockenheit (schroffe tägliche Wechsel der Luftfeuchtigkeit) verursacht sein. In den meisten Fällen liegt jedoch Pilzbefall zugrunde. Bei der Spitzendürre sind es dann nur die äußersten Enden, die absterben, beim Zweigsterben vertrocknen ganze Zweige und Äste. Die Pilze verbreiten sich meist in den Gefäßen und im Holz, teils auch im Kambium und in der Rinde; die Infektion geschieht gewöhnlich von Wunden oder von den Blüten *(Monilia)* aus.

Zweigsterben kann auch infolge von Insektenbefall eintreten, der ähnlich wirkt, wie die Pilze, oder mit ihnen kombiniert ist (Borkenkäfer).

c) Fäulen

Fäulen sind Zerstörungen lebender Gewebe durch Bakterien und Pilze, die sich von der Infektionsstelle aus unbegrenzt ausbreiten. Nach den äußeren Umständen und den Erregern treten die Fäulen als Naßfäulen oder Trockenfäulen auf; die letzteren erscheinen an grünen Pflanzenteilen als Dürren (s. oben). Die durch Bakterien verursachten Pflanzenkrankheiten (Bakteriosen) sind vielfach Fäulen.

Die Fäulen sind meist auf bestimmte Organe der Pflanzen beschränkt, so daß sie sich nach diesen übersichtlich in natürliche Gruppen einteilen lassen.

α) Fäulen grüner Pflanzenteile

Keimpflanzenfäulen. Durch verschiedene Pilze verursachte Fäulen veranlassen das sogenannte Umfallen der Keimpflanzen, da dabei meist der Stengelgrund zerstört wird. Die Fäule kann von verschiedenen Organen, z. B. auch den Keimlappen ausgehen und bringt die Pflanzen in der Regel zum Absterben. Hierher gehören der sogenannte Vermehrungspilz, ein Teil der als Bodenmüdigkeit bezeichneten Erscheinungen, auch der Wurzelbrand, soweit er Keimlinge befällt, die Brennfleckenkrankheit der jungen Bohnenpflanzen, der Schneeschimmel (durch das Myzel) und die Typhulafäule des Getreides (durch die Sklerotien des Pilzes gekennzeichnet).

Stengelgrundfäulen. Sie schließen sich an die Keimpflanzenfäulen an und sind durch die Zerstörung des Stengelgrundes nahe der Bodenfläche gekennzeichnet. Die Infektion erfolgt durch die Wurzeln oder den unterirdischen Teil des Stengels auch von Samen und Knollen aus, wo die Parasiten meist durch Wunden eindringen. Hierher gehören die sogenannten Fußkrankheiten einjähriger Gewächse (z. B. die Schwarzbeinigkeit der Kartoffel), die von verschiedenen Bakterien oder Pilzen herrühren.

Stengelgrundfäulen können auch Folge tierischer Beschädigungen sein (Getreidefliegen).

Allgemeine Sproßfäulen. Die Sproßfäulen einjähriger Pflanzen entsprechen großenteils dem Zweigsterben der Holzgewächse und sind dadurch charakterisiert, daß die Fäule sich, vom Stengel oder den Blättern ausgehend, auf alle oberirdischen Organe (Stengel, Blätter und Blüten) erstreckt (Sklerotienkrankheit der Bohnen, Krautfäule der Kartoffel, Botrytisfäule; Herzfäule der Rüben). Auch tierische Beschädigungen können allgemeine Sproßfäulen zur Folge haben (Fritfliege, Getreideblumenfliege).

Knospen- und Blütenfäulen. Solche Fäulen, die auf Knospen oder Blüten beschränkt bleiben und nicht auf die Stengel übergreifen (Nelkenknospenfäule).

β) Wurzelfäulen

Wurzelfäulen kommen bei einjährigen und bei ausdauernden Gewächsen vor. Der Wurzelbrand der Rüben wurde schon als Keimlingsfäule erwähnt. Außer diesem werden verdickte Wurzeln, z. B. von der Rübenschwanzfäule

und der Karottenfäule zerstört. Von Pilzen verursachte Fäulen der Faserwurzeln einjähriger Pflanzen treten bei stauender Nässe und ungenügender Durchlüftung des Bodens ein (Wurzelbräune der Lupinen). Auch bei Holzgewächsen kommt Wurzelfäule unter solchen Bedingungen zustande; sie ist teils durch echte Parasiten, teils durch Schwächeparasiten, die sonst saprophytisch im Boden leben, verursacht *(Dematophora*, Hallimasch, *Roesleria)*. Diese Pilze wachsen im Kambium und in der Rinde der Wurzeläste und bilden dort häufig sogenannte Rhizomorphen, verdickte Myzelstränge; erst in späteren Stadien zerstören sie auch den Holzkörper. Ein wichtiges Beispiel ist auch die durch den Zerfall der Reblausgallen veranlaßte Wurzelfäule der Weinrebe. Oberirdisch zeigen sich die Wurzelfäulen meist als Gelbsucht (z. B. bei der Rebe) oder durch das Welken der befallenen Pflanzen an.

γ) Fäulen holziger Pflanzenteile

An Stämmen, Ästen und Zweigen treten Holzfäulen meist als Trockenfäulen auf, wobei in der Regel das Kernholz von Pilzen durchwuchert und allmählich zerstört wird; nur einzelne Pilze zerstören auch den Splint oder die Rinde (Hallimasch; Wasserzeichenkrankheit bei *Salix*). Der Befall zeigt sich häufig durch Welkeerscheinungen an und nach längerer oder kürzerer Zeit erscheinen die Fruchtkörper der Pilze, nach denen diese erst unterscheidbar sind, an der Oberfläche *(Polyporus*-Arten). Auch der Milchglanz der Obstbäume hat seine Ursache in einer solchen Holzfäule.

Rindenfäulen beruhen auf der Zerstörung der Rinde, die dabei vertrocknet und einsinkt oder in Naßfäule übergeht *(Phytophthora*-Fäule von *Syringa, fire-blight* durch *Bac. amylovorus)*. Teilweise beginnen diese Fäulen mit eingesunkenen Flecken, sind also im Anfangsstadium den Brennern ähnlich (vgl. Rindenbrand der Obstbäume).

δ) Fäulen von Speicherorganen und Früchten

Hierher gehören die Knollen-, Rhizom- und Zwiebelfäulen, die Samenfäulen und die Fruchtfäulen.

Knollen-, Rhizom- und Zwiebelfäulen. Diese Fäulen entstehen häufig im Gefolge von Verletzungen durch Tiere, können aber auch durch Infektion unverletzter Organe zustande kommen. Sie sind von Pilzen oder Bakterien verursacht und gehen zuweilen auf die Sprosse über, oder sie dringen von diesen durch die Gefäße in die unterirdischen Teile ein (Knollenfäule und Bakterienringkrankheit der Kartoffel, Gefäßkrankheiten, Rübenschwanzfäule, gelber Rotz der Hyazinthen).

Samenfäulen. Bei diesen werden die Samen im Quellungsstadium zerstört, in der Regel ehe der Keimling zur Entwicklung gelangt (Bakterienfäule der Erbsensamen).

Fruchtfäulen treten entweder an wachsenden Früchten oder an schon ausgereiften auf und zerstören das Fruchtfleisch. Bei den Obstarten ist eine Anzahl von Fäulen bekannt, die sich in späteren Stadien schon äußerlich unterscheiden lassen (Braunfäule, Schwarzfäule, Bitterfäule, Sauerfäule, Edelfäule) und von verschiedenen Pilzen hervorgerufen werden *(Monilia, Botrytis* u. a.*)*.

4. Formveränderungen

Als Formveränderungen sind alle dauernden morphologischen Abweichungen vom normalen Habitus der Pflanzen zusammengefaßt. Sie beruhen im Gegensatz zu den Wunden, die passive mechanische Verletzungen sind, auf Wachstumsänderungen. Die Welkeerscheinungen gehören als vorübergehende Turgorverminderungen (Stoffwechselstörungen) nicht dazu; andererseits ist die Regeneration im Zusammenhang mit den Wunden zu behandeln. Natürlich sind auch viele andere Krankheitserscheinungen, wie z. B. Fäulen, mit Formveränderungen verbunden; diese sind aber dabei nicht das Hauptsymptom und kommen sekundär zustande.

a) Größenveränderung

Abweichungen von der normalen Größe der ganzen Pflanzen unter gleichbleibenden Größenverhältnissen der Organe untereinander treten als Zwergwuchs und Riesenwuchs auf.

Der Zwergwuchs oder Nanismus kommt, soweit er nicht genetisch bedingt ist, durch allgemeinen Nährstoffmangel zustande. Er ist am ausgeprägtesten bei manchen Unkräutern *(Capsella, Arabis)*, die auf ungünstigem Boden in allen Organen klein bleiben, aber doch normal blühen und fruchten. Durch unzureichenden Bodenraum kommen die japanischen Zwergbäume zustande.

Riesenwuchs ist nur in vereinzelten Fällen bekannt, z. B. die durch Kreuzung erzielten Gigasformen.

b) Einfache Formveränderungen

Diese sind entweder Abweichungen vom normalen Wuchs der ganzen Pflanzen oder lokale Veränderungen in der Form einzelner Organe, besonders der Blätter.

Veränderte Wuchsformen, zugleich mit exzentrischem Wachstum des Holzkörpers, kommen teils durch die Wirkung einseitiger Winde (Windwuchs) zustande, teils durch einseitige Verteilung der Belichtung (Licht- und Schattenformen).

Veränderte Formen von Organen sind die Blattrollung, Kräuselung und Verkrümmung.

Hierzu gehört die Blattrollkrankheit der Kartoffeln, eine auf Stoffwechselstörung beruhende Krankheit, bei der die Blätter vom Rande her eingerollt und oft auch rötlich verfärbt sind. Eine andere Erscheinung ist die Kräuselung der Blätter (Kräuselkrankheiten), die vielfach mit Vernarbungen oder Verdickungen der Gewebe zusammenhängt und daher auch teilweise unter den Begriff der Gallen (s. d.) fällt. Verkrümmung ist meist die Folge von Parasitenbefall; so z. B. die Verkrümmung und Bleichfärbung der Blätter des Buchsbaumes *(Psylla buxi)*, die Verkrümmung der Spargelstengel durch die Spargelfliege, des Getreides durch Getreidelaufkäfer.

c) Verkümmerung und Wucherung, Etiolement

Diese Erscheinungen beruhen auf abnormer Ausbildung einzelner Gewebe, wobei das Wachstum anderer Gewebe und der Habitus der Pflanze verändert werden.

Die Verkümmerung kann sich auf einzelne Organe oder auf die ganze Pflanze erstrecken und ist eine direkt oder indirekt durch Parasiten verursachte

mangelhafte Ausbildung von Geweben. Verkümmerung der ganzen Pflanze liegt z. B. vor bei der von *Aecidium Euphorbiae* befallenen *Euphorbia Cyparissias* oder bei der Rübenmüdigkeit infolge von Nematoden.

Ganze oder teilweise Verkümmerung einzelner Organe oder Teile der Pflanze ist z. B. in verschiedenen Formen vom Getreide bekannt (Taubährigkeit durch Pilze, Insekten oder Milben; Schmachtkörner infolge von Schneeschimmel, Schartigkeit als erbliche Erscheinung; Gicht infolge des Befalles durch Weizenhalmfliege; Stockkrankheit durch Nematoden oder Halmwespe); ferner bei Früchten infolge des Befalls durch Pilze oder Insekten.

Wucherungen (vermehrte Zellbildung) sind im einfachsten Fall durch Wasserüberschuß der Gewebe (hyperhydrische Gewebe) verursacht. Hierzu gehören die sogenannte Wassersucht oder das Oedem, schwielige Stellen der Rinde, die zuweilen aufplatzen und die Zweige zum Absterben bringen können (Obstbäume, Beerensträucher); ferner die Lenticellenwucherungen (Kartoffel), die Korkwucherungen und Intumeszenzen der Rinde und der Blätter, die Lohkrankheit der Obstbäume; auch die Perldrüsen (Weinrebe).

Wucherungen der Kallusbildung gehören als Regenerationserscheinung zu den Wunden (s. d.).

Durch Parasiten verursachte Wucherungen einzelner Gewebe sind zugleich die einfachsten Gallenbildungen (s. d. unter Neubildungen), z. B. das durch Auswachsen der Epidermiszellen zu Haaren entstehende Erineum (Haarfilzgallen der *Phytoptus*-Milben).

Zu den Wucherungen gehören auch die Erscheinungen, die man als Krebs bezeichnet und die in der Hauptsache, soweit sie parasitisch erzeugte Geschwülste sind, ebenfalls zu den Gallen zu rechnen sind. Einfache Gallen sind z. B. die blumenkohlartigen Wucherungen des Kartoffelkrebses und ähnliche, meist durch Bakterien hervorgerufene Wucherungen *(Pseudomonas tumefaciens* u. a.*)*. Der Blutlauskrebs entsteht durch Kambiumwucherung, welche die Rinde sprengt; in der Folge kommen durch wiederholtes Absterben des Wundkambiums im Winter und Neubildung im Sommer große Wunden mit dicken Überwallungswülsten zustande (krebsartige Wucherungen). Ähnlich tritt auch der Frostkrebs auf. Beim „offenen" *Nectria*-Krebs wird dagegen das ursprüngliche Kambium und aufeinanderfolgend dasjenige der Überwallungswülste durch den Pilz abgetötet, wodurch die sich vergrößernden Wundstellen entstehen.

Das Etiolement ist eine Kombination von Wucherung und Verkümmerung. Infolge Lichtmangels tritt neben dem Vergilben ein abnormes Längenwachstum der Internodien bei gleichzeitigem Kleinbleiben der Blätter und verkümmerter Gewebedifferenzierung ein. Hauptsächlich letztere ist auch die Ursache des Lagerns des Getreides bei zu dichter Saat.

d) Mißbildungen

Die Mißbildungen oder Bildungsabweichungen *(Terata)* können mit den Neubildungen zusammen als Umbildung der Pflanzengestalt bezeichnet werden. Dabei sind Mißbildungen fertig ausgebildete, in veränderter Form angelegte Organe; die Neubildungen dagegen betreffen Organe, die normalerweise nicht entstehen, sind also an sich pathologische Bildungen.

Die Mißbildungen spielen in wirtschaftlicher Hinsicht eine ganz unbedeutende Rolle. Sie treten auf als Verbänderung von Stengeln und Zweigen (Fasziation), als Zwangsdrehung (Torsion), als Durchwachsung (Zwiewuchs, Kindelbildung von Kartoffeln; Durchwachsung von Früchten), als Pelorien (radiär ausgebildete Endblüten von Blütenständen symmetrischer Blüten); als Vergrünung oder Verlaubung (Phyllomanie, Umbildung von Fruchtblättern, gefüllte Blüten u. dgl.). Die Vergrünung kann auch durch Parasiten (Läusebefall) ausgelöst werden.

e) Neubildungen

Die Neubildungen umfassen das Entstehen von Geweben und Organen, welche im normalen Wachstumsverlauf nicht gebildet werden. Wir unterscheiden dabei solche, die durch die Einwirkung von Parasiten erzeugt werden, die Gallen, und die nicht von Parasiten abhängige vermehrte Knospenbildung.

α) Gallen

Der weitaus größte Teil der Neubildungen fällt unter den Begriff der Galle. Man versteht unter Gallen (Zezidien) alle Bildungsabweichungen, welche eine Wachstumsreaktion der Pflanze auf die von einem fremden Organismus ausgehenden Reize darstellen und zu welchen die fremden Organismen in irgendwelchen ernährungsphysiologischen Beziehungen stehen. Sie werden eingeteilt in solche, bei denen es sich um Anomalien der Organbildung handelt: organoide Gallen, und in solche, die durch abnorme Gewebeproduktion (Gewebeschwellungen) charakterisiert sind: histioide Gallen.

Im einzelnen kann man die Gallen nach den Erzeugern bezeichnen und als wichtigste Gruppen Bakteriengallen (Bakteriozezidien), Pilzgallen (Mykozezidien) und Tiergallen (Zoozezidien) unterscheiden.

Organoide Gallen kommen zustande durch abnorme Formbildung, abnorme Länge der Internodien oder abnorme Divergenz in der Blattstellung, durch Verzweigungsanomalien und durch Neubildung von Organen. Ihre Erzeuger sind Pilze, Milben, Aphiden und auch andere Insekten. Einige Bedeutung hat hiervon die Zweigsucht (Hexenbesen) durch Milben *(Eriophyes)* und Pilze *(Exoascus* u. a.*)*.

Histioide Gallen kommen zustande durch Abnormitäten der Haarbildung, des Flächenwachstums (Blattrollungs- und Blattfaltungsgallen, Beutelgallen) und des Dickenwuchstums (Krebsgallen, Umwallungsgallen, Markgallen).

Zu dieser in praktischer Hinsicht wichtigeren Gruppe gehören von Bakteriengallen die Wurzelknöllchen (Symbiose!), der Wurzelkropf und die Zweigknoten (Tuberkeln, Krebsknoten), von Pilzgallen die Kohlhernie, der Kartoffelkrebs, in gewissem Sinne der *Nectria*-Krebs (s. u. Wunden), die Kräuselkrankheit des Pfirsichs *(Taphrina deformans)*, die Taschenkrankheit *(Taphrina pruni)*, der Beulenbrand des Mais *(Ustilago zeae)* und die durch Rostpilze erzeugten Verdickungen, ferner von Tiergallen der Blutlauskrebs, die Reblausnodositäten, die Knospengallen *(Eriophyes ribis* u. a.*)*, zahlreiche Blattgallen von Blattläusen, Gallmilben und Gallwespen, die Stengelgallen der Käferlarven (Kohlgallenrüßler; Apioniden) und die Nematodengallen (Radekörner usw.).

β) Vermehrte Knospenbildung

Abnorme Knospenbildung, die vielfach den Hexenbesen entspricht, aber nicht auf parasitischer Infektion beruht, kommt in mehreren Formen vor.

Ein Verlust der normalen Knospen und dadurch angeregte Bildung zahlreicher Adventivknospen liegt vor bei dem Knospendrang oder der Zweigsucht, die infolge von Hagel, Wildverbiß, Fraß des Weideviehs, Raupenfraß und Insektenstichen von den verschiedensten Gewächsen bekannt sind.

Derselbe Vorgang wird bei der Kiefer, wo er meist infolge von Raupenfraß eintritt, als Rosettentriebe bezeichnet. Jedoch kennt man Rosettentriebe auch als eine übertragbare Krankheit bei der wichtigen Erscheinung der „*Peach rosette*" in Nordamerika, die auch an Pflaumen, Mandeln und anderen Kernobstbäumen vorkommt.

Abnorme Knospenbildung, die aber nicht zu wirklicher Verzweigung führt, liegt auch bei der sogenannten Kropfmaserbildung (Maserholz) vor; doch kann diese auch aus einfachen Markstrahlwucherungen hervorgehen. Auch bei der mit teilweiser Verkümmerung einhergehenden Stockkrankheit des Getreides liegt eine vermehrte Knospenbildung (Verzweigung) vor.

5. Wunden

Zu den Wunden gehören alle passiven mechanischen Verletzungen, die mit Gewebetrennung oder Gewebsverlust verbunden sind, und zugleich ihre Folgeerscheinungen, wie Verwachsung und Regeneration (Kallusbildung, Überwallung). Wir unterscheiden die durch Atmosphärilien entstandenen Wunden, ferner die Maserknollen und Krebswunden, endlich die durch Tierfraß entstehenden Wunden. Die Beschädigungen durch Tiere pflegt man den übrigen Pflanzenkrankheiten als besonderen Teil gegenüberzustellen; eine strenge Trennung ist aber praktisch nicht durchführbar und auch sachlich nach dem eigentlichen Begriff der Krankheit nicht haltbar.

a) Wunden durch atmosphärische Einflüsse

Hagelschlagwunden erscheinen im einfachsten Fall als helle Flecke; am Stengel nehmen diese Flecke oft das Aussehen von Brennern an, werden aber im weiteren Verlauf dadurch charakterisiert, daß die zerstörten Gewebe unter Dunkelfärbung der Wundstellen zerreißen, wobei die festen Faserbündel erhalten bleiben. Ähnliche Wunden sind Reibeflecke und Scheuerwunden, auch Fegestellen des Wildes.

Als Frostspalten bezeichnet man die an stärkeren Bäumen durch Frostwirkung (bei schroffen Temperaturwechseln) entstehenden Längsrisse, durch deren Überwallung die Frostleisten entstehen.

Als Verletzungen sind hier auch Schneebruch und Windbruch zu erwähnen.

Blitzschäden an Bäumen treten in Form von Absprengung der Rinde und Zersplitterung des Holzes auf.

b) Maserknollen und Krebswunden

Maserknollen sind ein durch Überwallung entstehendes Wundholz und entstehen durch unregelmäßigen Verlauf der Gefäßbündel in den Regenerationsgeweben. Ähnliche Unregelmäßigkeiten der Holzbildung treten bei der Umwachsung mechanischer Hindernisse auf.

Wie zu den Wucherungen und Gallen, so hat der Krebs der Pflanzen auch Beziehungen zu den Wunden. Man versteht unter Krebswunden diejenigen Wunden, deren Überwallungsränder durch Frost oder Pilze immer wieder abgetötet werden, wodurch die Wunden sich vergrößern und der sogenannte offene Krebs zustande kommt.

c) Tierfraß

Diesen nicht durch Tiere verursachten Wunden stehen die Verletzungen durch Tierfraß gegenüber. Er umfaßt die Schäden der pflanzenfressenden Tiere und zu einem großen Teil auch solche parasitischer Tiere. Von der biologischen Einteilung der pflanzenschädlichen Insekten in kauende, nagende, saugende und bohrende Tiere sind hier die saugenden in der Hauptsache auszuschalten, weil die Verletzungen durch die meisten unter ihnen mikroskopisch klein und mit ihren Folgeerscheinungen nicht das Hauptsymptom im Krankheitsbilde sind.

α) Fraßschäden kauender Tiere,

welche ganze Pflanzen, ganze Organe oder Stücke von solchen fressen. Hierher gehören von den Säugetieren die eigentlichen Pflanzenfresser und Insekten aus den Ordnungen der Geradflügler, Käfer, Schmetterlinge und Hautflügler (z. B. Heuschrecken, Maikäfer, Blattkäfer, Rüsselkäfer und ihre Larven, Erdraupen, Frostspanner, Nonne, Kiefernspinner, Blattwespenlarven). Besondere Erkennungsmerkmale für die beteiligten Insekten sind auch die Fraßformen (Randfraß, Löcherfraß, Strichfraß usw.) und häufig der Kot oder Gespinste und Larvenhäute.

β) Nagefraß und Schabefraß (Fensterfraß)

Flache, nicht tiefgehende Wunden sind die Schälwunden von Wild und Nagetieren an Hölzern und Wurzeln; ferner der Schabefraß mancher Insekten, welche an Blättern und Stengeln nur oberflächlich fressen; gewisse Raupen, insbesondere in den ersten Stadien; Käfer und Käferlarven (Hispiden, Getreidehähnchen).

γ) Saugende Insekten

Sie machen, wie erwähnt, im allgemeinen keine sichtbaren Wunden, da sie nur einzelne Zellen verletzen. Zu erwähnen ist hier als sogenannter technischer Schaden derjenige der Schaumzikaden an Weiden, ferner manche Schäden an wachsenden Pflanzenteilen durch Blasenfüße, Schnabelkerfe und Milben. Doch fallen die Beschädigungen dieser Kleintiere in der Regel unter andere Symptome.

δ) Bohr- und Minierfraß

Bohrlöcher in das Innere von Pflanzenteilen und Gänge in denselben. Bei den Bohrgängen unterscheidet man Fraß- und Brutgänge in Stengeln, Stämmen und Wurzeln. Beteiligt sind Käfer, Käferlarven und Raupen (insbesondere

die forstlich wichtigen Borkenkäfer, ferner Bockkäfer und Rüsselkäfer und ihre Larven; Obstmaden, Weidenbohrer, Stengelbohrer).

Minen sind unter der Oberfläche, bei Blättern und Stengeln unter der Oberhaut verlaufende Fraßgänge; man unterscheidet Gangminen, an Breite zunehmende Gänge und Blasenminen, die größere oder kleinere Flecke bilden. Beteiligt sind Käferlarven (Buchenspringrüßler), Minierfliegen *(Agromyza, Phytomyza)* und Miniermotten *(Bucculatrix, Lithocolletis, Nepticula, Tischeria, Lyonetia* u. a. Gattungen).

6. Ausscheidungen

Saftausscheidungen aus Schnittwunden sind z. B. vom Tränen der Weinreben bekannt; etwas anderes ist die Tröpfchenbildung an Wasserspalten und Spaltöffnungen bei starkem Wurzeldruck und gehemmter Verdunstung (Guttation).

In gleicher Weise als Folgeerscheinung von Wunden rührt auch der Schleimfluß der Bäume vom Blutungsdruck her. In der Flüssigkeit siedeln sich aber zahlreiche Bakterien, Pilze und auch kleine Tiere an, die den Schleimfluß verschieden (weiß, braun, rötlich) färben.

Honigtau. Die Ausscheidung von Honigtau (zuckerhaltiger Flüssigkeit) kommt in seltenen Fällen als Stoffwechselstörung bei hoher Temperatur und Wassermangel vor. In der Regel besteht der Honigtau jedoch aus den zuckerhaltigen Ausscheidungen der Pflanzenläuse und ist oft das auffällige Anzeichen von deren Anwesenheit; er bildet das Nährsubstrat für die Rußtaupilze. Mit dem Ausdruck Honigtau wird außerdem noch das *Sphacelia*-Stadium des Mutterkornpilzes bezeichnet; es sind Tropfen einer dicken zuckerhaltigen Narbenflüssigkeit in den jungen Getreideähren, die von den Konidien des Pilzes erfüllt sind.

Gummi- und Harzfluß entstehen unter Auflösung von Zellen und sind meist durch Verletzungen verursacht. Sie können aber auch durch Einflüsse parasitischer Pilze und in manchen Fällen ohne diese durch Stoffwechselstörungen veranlaßt sein. Ebenso kommt der Mannafluß zustande, der auch künstlich durch Einschnitte in die Rinde erzeugt wird.

7. Epiphyten und Parasiten als Hauptsymptome von Krankheiten

Bei vielen Pflanzenkrankheiten ist der Schädiger selbst das wichtigste und oft sogar für lange Zeit das einzige Anzeichen der Erkrankung. Das Beispiel der Mistel oder der Kleeseide wird dies ohne weiteres verdeutlichen, aber auch bei Innenparasiten, wie den falschen Mehltau- oder den Rostpilzen liegt dieselbe Erscheinung vor. Auch wenn Parasiten, wie die letztgenannten, sehr verschiedenartige Krankheitsbilder hervorrufen, bilden sie doch selbst bzw. ihre Fruchtformen das verbindende Hauptsymptom.

In dieser Abteilung sind alle Grade des pflanzlichen Parasitismus vertreten, darunter die wichtigsten Familien der Pilze; dagegen gehören nur wenige tierische Schädlinge dazu. Nichtparasitische Epiphyten unter den höheren wie unter den niederen Pflanzen können in manchen Fällen ebenfalls schädlich auf die von ihnen besiedelten Pflanzen wirken. Unter den Parasiten dieser Abteilung sind auf der Oberfläche der Pflanzen lebende Ektoparasiten und solche inneren

Parasiten zu unterscheiden, bei denen im typischen Stadium Fruchtkörper irgendwelcher Art oder Dauerzustände das charakteristische Krankheitszeichen ausmachen.

a) Epiphyten

Höhere Pflanzen aus dieser biologischen Gruppe spielen im gemäßigten Klima kaum eine Rolle als Krankheitsursachen. Moose und Flechten treten vielfach, wenn auch nicht selbst schädlich, so doch als Anzeichen ungünstigen Standortes auf. In der Hauptsache gehören hierher die Auflagerungen nichtparasitischer Pilze, wie die Rußtaupilze, die den Blättern oberflächlich aufsitzen, ohne in sie einzudringen, und sich z. B. auf den Ausscheidungen der Blatt- und Schildläuse entwickeln. Sie sind meist durch ein kurzgliedriges, dunkelgefärbtes Myzel gekennzeichnet. Ihr Schaden liegt in der Beeinträchtigung der Assimilations- und Atmungstätigkeit der Blätter. Überzüge auf Pflanzen kommen in ähnlicher Art auch durch Myxomyzeten, wie z. B. *Fuligo septica* und *Telephora laciniata* vor.

Zum Teil hierher gehören die Schwärzepilze, die ebenfalls anfänglich saprophytisch auf der Oberfläche der Pflanzen wachsen und dabei erst als Flecke auftreten, dann aber zu allgemeinen Überzügen werden. Sie sind jedoch als fakultative Parasiten zugleich Schwächeparasiten und wachsen auch in das Gewebe hinein, indem sie teils durch Haustorien die Epidermiszellen aussaugen, teils tiefere Schichten mit dem Myzel durchdringen (Schwärze des Getreides, Braunspitzigkeit der Getreidekörner).

b) Epiphytische Parasiten

Unter diesen sind zunächst die parasitischen und halbparasitischen Blütenpflanzen zu erwähnen, wie Mistel und Kleeseide, und die auf Wurzeln schmarotzenden Orobanchen (Hanfwürger).

Von den Pilzen gehören hierher die wichtigen echten Mehltaupilze, welche sich auf der Epidermis der Pflanzen ausbreiten und sie durch Haustorien, die in die Zelle hineinwachsen, aussaugen. Sie bilden weißliche, mehlig bestäubt aussehende Flecke, die später zu grünweißen, bräunlichen oder dunkelbraunen Überzügen und Polstern werden können (Getreidemehltau; Rebenmehltau, auf Beeren Samenbruch; amerikanischer Stachelbeermehltau). Der Wurzeltöter der Luzerne, *Rhizoctonia violacea*, bildet dunkelviolette Überzüge auf den ganzen Wurzeln, wodurch diese absterben und die Pflanzen gelb werden.

Insekten, die hierher gehören, sind die großen Familien der Blattläuse und Schildläuse sowie die Mottenschildläuse, teilweise auch Zikaden. Außerdem sind zu erwähnen manche Spinnmilben, welche durch ihre Färbung oder Gespinste besonders auf der Unterseite der Blätter auffällig werden, im wesentlichen aber Verfärbungen, Deformationen und Abfallen der Blätter hervorrufen.

Während die Blattläuse, bei denen vielfach Wirtswechsel, wie bei den Rostpilzen, vorkommt, freibeweglich sind, leben die Schildläuse vom Larvenstadium an dauernd festsitzend. Sie haben, abgesehen von den männlichen Geschlechtstieren, keine Bewegungsorgane und sitzen durch ihre Saugborsten festgesaugt und außerdem durch die verdickte Rückenhaut oder den ausgeschiedenen Schild befestigt den Pflanzen fest auf, dabei zum Teil Krusten bildend.

Blatt- und Schildläuse verursachen zuweilen Flecke, vielfach auch Formveränderungen, insbesondere Gallen. Die wichtigsten davon sind die sogenannten Nodositäten und Tuberositäten der Reblaus an den Wurzeln der Reben, welche in Fäulnis übergehen und dadurch die Wurzelfäule, welche der Hauptvorgang der Reblauskrankheit ist, hervorrufen.

c) Fruchtformen und Dauerzustände von Pilzen

Viele wichtige Pilze, die im Innern der befallenen Pflanzen leben (endophytische Parasiten), bringen an der Oberfläche Sporenträger und andere Fruchtkörper hervor, die dann das Hauptsymptom der Erkrankung bilden.

α) Fruchtformen. Wir rechnen hierher die falschen Mehltaupilze (Peronosporaceen), die im übrigen meist als Blatt- oder Krautfäulen auftreten. Sie bilden weiße, flaumige Schimmelrasen, die meist zu hellen oder braunen bis schwarzen Blattflecken werden (Kraut- und Knollenfäule der Kartoffel, Blattfallkrankheit und Lederbeerenkrankheit der Weinrebe, Weißer Rost an Raps usw.).

Fusikladium. Die Schorf- oder Fusikladiumkrankheit des Kernobstes bildet ruß- oder sammetartige, grünlich-schwarze Flecke auf Blättern, Früchten und Zweigen, die an Früchten in Schorf oder tiefe Risse, an Zweigen in Schorf oder Grind übergehen.

Rostpilze. Ihren Namen haben die Rostpilze daher, daß sie als rostrote oder auch braune bis schwarze Flecken oder Pusteln erscheinen. Außerdem verursachen sie auch Anschwellungen, Verbiegungen, ferner einen Teil der Hexenbesen und andere Mißbildungen.

Die Brandpilze sind durch ihr braunschwarzes, verstäubendes Sporenmehl gekennzeichnet. Sie befallen die Getreidearten, teils durch Keimlings-, teils durch Blüten- oder Triebinfektion, und rufen in der Regel eine Zerstörung der Samen hervor, wobei sie die Brandkörner, eigentlich eine Gallenbildung, erzeugen. Man unterscheidet Flug- oder Staubbrand, bei dem die Verstäubung auf dem Halme erfolgt, Hart- oder Steinbrand, bei dem die Sporen erst beim Drusch frei werden. Andere Formen sind der Beulenbrand (beim Mais), beulenartige bis faustgroße Gallen des ganzen Kolbens, und der Stengelbrand (beim Roggen), verdickte Streifen, die aufplatzen.

Der Schneeschimmel erscheint als feiner, schimmeliger Überzug im Frühjahr auf Getreidepflanzen und besteht aus dem Myzel und den Konidien des *Fusarium nivale*.

Hutpilze oder Schwämme. Bei manchen in Bäumen und Wurzeln von Holzgewächsen lebenden Pilzen wird der Befall oft erst an dem Erscheinen der Fruchtkörper sichtbar. Hierher gehören z. B. der Hallimasch, *Armillaria mellea*, auf Wurzeln, *Polyporus sulfureus* an Obstbäumen und *Trametes radiciperda* an Baumstämmen; ferner die krustenähnlichen Fruchtkörper von *Herpotrichia nigra* auf Fichten und Kiefern. Kleine, rote Fruchtkörper an abgetötetem Holze bildet die Rotpustelkrankheit *Nectria cinnabarina*.

β) Dauerzustände, durch welche parasitische Pilze in Erscheinung treten, sind u. a. die Sklerotien des Mutterkorns, *Claviceps purpurea*, in den Roggenähren und des Kleekrebses, *Sclerotinia trifolii*, an den von ihm abgetöteten Stengeln und Wurzeln. Hierher gehören auch die von manchen Pilzen, z. B. dem Hallimasch, gebildeten Myzelstränge (Rhizomorphen).

Krankheitsursachen

Für die meisten Pflanzenkrankheiten haben erst die grundlegenden Fortschritte der Biologie im vorigen Jahrhundert die Aufklärung der Ursachen gebracht und damit der Ätiologie zur herrschenden Stellung in der Pathologie verholfen, die sich auch darin ausdrückt, daß die Einteilung der Lehrbücher seitdem dem ätiologischen Schema folgt. Die Darstellung der Krankheiten nach ihren Ursachen und in deren Reihenfolge ist denn auch Gegenstand dieses Handbuches. An dieser Stelle sind daher nur die allgemeinen und vergleichenden Gesichtspunkte der Ätiologie zu behandeln.

Die Pflanzenkrankheiten werden durch zwei Hauptgruppen von Faktoren verursacht, durch unbelebte (abiotische) Ursachen und durch Organismen als Krankheitserreger.[1]) Bei den Organismen überwiegen die Parasiten so sehr, daß man gewöhnlich parasitäre und nichtparasitäre Krankheiten gegenüberstellt. Eine besondere Krankheitsgruppe von ätiologisch unsicherer Stellung bilden die Viruskrankheiten.

Entsprechend der Bedeutung der Ursachen und Erreger für das Krankheitsbild sind viele Namen von Pflanzenkrankheiten von diesen genommen, während die Beschädigungen durch Tiere in der Regel nur mit dem Namen des Schädlings bezeichnet werden (z. B. Rost, Brand, Mehltau, Engerlingsschäden, dagegen Reblauskrankheit). Die Krankheitsbilder der durch einzelne Gruppen von Erregern erzeugten Krankheiten stimmen jedoch nicht so durchweg überein, daß man danach auch gleiche Krankheitsgruppen zusammenfassen könnte. Ohne Rücksicht auf das Krankheitsbild faßt man die durch Pilze verursachten Krankheiten als Mykosen, die bakteriellen als Bakteriosen, die tierischen als Zoonosen, die Viruskrankheiten als Virosen zusammen. Von kleineren Gruppen nahe verwandter Erreger und Krankheitsbilder sind die Fusariosen, durch Fusarium erzeugte, und die Verticilliosen, durch Wirtelpilze erzeugte Krankheiten zu erwähnen.

1. Unbelebte Ursachen

Die unbelebten Ursachen bewirken unmittelbar die wichtigsten und umfangreichsten Ernteausfälle und sind außerdem mittelbar durch Schwächung der Pflanze, wodurch die Anfälligkeit gesteigert wird, und durch Begünstigung der krankheitserregenden Organismen von entscheidender Bedeutung, die in einem späteren Kapitel noch ausführlich darzulegen ist. Sie zerfallen in klimatische Einflüsse (Klima und Witterung), Bodeneinflüsse, Wunden und chemische Einflüsse.

Das Klima stellt die Gesamtheit der meteorologischen Faktoren eines Gebietes in längeren Zeiträumen dar und entscheidet somit über die Pflanzenver-

[1]) Gegenüber den als äußere Ursachen wirkenden abiotischen und biotischen Krankheitsursachen sind hier noch innere Krankheitsursachen der genetischen Konstitution einzuschalten. Wir verweisen für diese auf den Abschnitt „Erbliche Defekte" im vorliegenden Bande und auf eine bedeutsame Veröffentlichung von G. K. K. Link, The rôle of genetics in etiological pathology (Quart. Rev. of Biol. 8. 1932, 127—171), die diese Ursachen im Zusammenhang der theoretischen Pathologie behandelt.

teilung auf der Erde und über die Anbauwürdigkeit der Kulturpflanzen in einer bestimmten Gegend. Die Witterung ist dagegen die wechselnde Konstellation der einzelnen meteorologischen Faktoren und entscheidet über das Gedeihen und die Ertragshöhe der Kulturpflanzen im einzelnen Jahre.

Die einzelnen Faktoren des Klimas, deren stärkere Schwankungen pflanzenschädigend wirken, sind die Hydrometeore (Feuchtigkeitsverhältnisse), der Sättigungsgrad der Luft mit Wasserdampf und die Niederschlagsformen Tau, Nebel, Regen, Schnee und Hagel; die Temperatur, insbesondere die Spät- und Frühfröste, ferner Belichtung und Wind. Die Faktoren des Bodens sind die physikalische Beschaffenheit (die Bodenstruktur) und die chemische Beschaffenheit, insbesondere der Nährstoffvorrat, die Bodenreaktion und giftige Bodenbestandteile. Ursachen direkter Giftwirkungen sind auch Rauchgase, Abwässer und giftige Pflanzenschutzmittel.

Als Krankheitsformen gehören zu den nichtparasitären Krankheiten auch die Wunden, die aber keine ätiologische Gruppe und daher im einzelnen bei den verschiedenen Ursachen (Tierfraß, Hagel, Frost, Wind, Blitzschlag, Beschneiden der Kulturpflanzen) zu behandeln sind. Über Wundreaktionen s. im Kapitel Krankheitsvorgänge.

2. Organismen als Krankheitserreger

Die pflanzenschädlichen Organismen wirken durch ihre Ernährung von Pflanzen oder Pflanzenteilen und -stoffen auf die Pflanze ein. Daher sind die Unkräuter nur mittelbar schädlich und können nur insoweit Gegenstand der Pflanzenpathologie sein, als sie als Nahrungs- und Raumkonkurrenten das Wachstum von Pflanzen beeinträchtigen. Ihre ertragsmindernde Wirkung macht sie aber zu einem wichtigen Gegenstand des praktischen Pflanzenschutzes.

Von den Pflanzen sind einige Blütenpflanzen als Halbschmarotzer und chlorophyllfreie echte Schmarotzer von Bedeutung. Die große Mehrzahl der pflanzlichen Krankheitserreger sind Pilze, unter denen die *Fungi imperfecti* einen wesentlichen Anteil an Phytopathogenen stellen. Von den Algen wird eine Art dadurch schädlich, daß sie in das Pflanzengewebe eindringt; die Flechten gehören nur durch ihre epiphytische Lebensweise zu den Pflanzenschädlingen und sind mehr als Anzeichen ungünstiger Lebensbedingungen zu betrachten.

Daß Bakterien die Erreger spezifischer Pflanzenkrankheiten sein können, ist wegen ihrer Beteiligung an allen Fäulnisvorgängen, auch wenn diese ursprünglich von Pilzen eingeleitet sind oder erst in totem Substrat verlaufen, eine Zeitlang bestritten worden. Sorauer hat es (z. B. in der 2. Aufl. dieses Handbuches, 2. Bd., 1886, S. 74ff.) nie in Zweifel gezogen, dagegen hat A. Fischer (Vorlesungen über Bakterien, 1. Aufl., Jena 1897) das Vorkommen solcher Krankheiten geleugnet. E. F. Smith hat dann durch seine von 1893 an durchgeführten Untersuchungen über die bakteriellen Pflanzenkrankheiten die Frage entschieden und die Kenntnis dieser Krankheiten ausgebaut.

Durch ihre heterotrophe Ernährung sind alle pflanzenfressenden Tiere im Prinzip Pflanzenschädlinge. Im praktischen Gebrauch werden jedoch nur die an und von Kulturpflanzen lebenden Tiere als Schädlinge bezeichnet und ihre

Einwirkung, soweit dabei Substanzverlust und Verletzung der Pflanze überwiegen, als Beschädigung von den eigentlichen Krankheiten unterschieden (s. u. Begriff der Pflanzenkrankheit). Nach der Organisation der einzelnen Tiere können vielerlei Fraßformen unterschieden werden, die oft auch als diagnostisches Merkmal wichtig sind (s. Krankheitserscheinungen). Allgemein trifft dies bei den Insekten zu, für deren Ordnungen die Form der Mundwerkzeuge ein Hauptmerkmal ist. Man unterscheidet kauende, nagende, saugende und bohrende bzw. minierende Insekten; die Fraßformen können jedoch bei den einzelnen Insekten auch innerhalb der Stufen eines Entwicklungsstadiums wechseln (z. B. Schabe- und kauender Fraß, oberflächlicher und Minierfraß). Ein großer Teil der Insekten und die meisten übrigen wirbellosen Tiere leben in so enger Verbindung mit der Pflanze, daß sie wie die pflanzenschädlichen Bakterien und Pilze unter den Begriff der Parasiten fallen.

Die Lebensweise, durch welche Organismen zu Erregern von Krankheiten werden, ist der Parasitismus in allen seinen Abstufungen. Im Laufe der letzten Jahrzehnte hat sich eine vergleichende Lehre des Parasitismus unter wesentlichem Einfluß der Pathologie herausgebildet, deren Einzelheiten mit der genaueren Kenntnis parasitischer Lebensweisen immer noch weiter entwickelt werden.

Das Wesen des Parasitismus liegt zum Unterschied von der sonstigen heterotrophen Ernährung darin, daß Organismen sich von anderen lebenden Organismen ernähren und gleichzeitig als Ekto- oder Endoparasiten auf oder in ihren Wirten wohnen, die dadurch geschädigt werden. Ähnlich definieren auch Stevens und Young[1]): Pathogene (*pathogens* = Pathophyten nach Münch, s. u.) sind Organismen, deren Anwesenheit Krankheiten bei Pflanzen verursacht, selbst wenn sie nicht direkt lebende Pflanzenteile angreifen; ein Parasit ist ein Organismus, der in oder auf einem anderen lebenden Organismus von der lebenden Substanz lebt, welcher er seine Nährstoffe ganz oder teilweise entnimmt; ein Saprophyt ist ein Organismus, welcher seine Nahrung toter organischer Substanz entnimmt. Mit der parasitischen Ernährungsweise sind mehr oder weniger weitgehende morphologische Anpassungen verbunden, die am extremsten die Endoparasiten zeigen. Im Pflanzenreich sind die Pilze vollständig, die Bakterien sehr weitgehend dieser Lebensweise angepaßt, während wir z. B. bei den Insekten, insbesondere den Schnabelkerfen und Schmetterlingslarven, vielfache Übergänge von freier Lebensweise zum Leben auf dem Wirt und zum festsitzenden und schließlich im Wirtskörper verlaufenden Leben finden. In der Hauptsache bestehen die Anpassungen in einer Reduktion der Organe, z. B. der Bewegungs- und Sinnesorgane und der Gliederung des Körpers, während andererseits im Gefolge des Parasitismus auch, wie Françe[2]) betont hat, Umänderung und Neuerwerbung von Organen auftritt. In der Vermehrungsweise sehen wir bei den Parasiten ein häufiges Vorkommen ungeschlechtlicher Vermehrungsvorgänge, wodurch die rasche und starke Vermehrung und die Ausbreitung kleiner, in

[1]) Stevens, F. L., and Young, P. A., On the use of the terms saprophyte and parasite. Phytopathology 17, 1927, 409—411.

[2]) Françe, R. H., Der Parasitismus als schöpferisches Prinzip. Zentralbl. f. Bakt. Abt. II, 50, 1920, 54.

individuenreichen Kolonien auftretender Organismen begünstigt wird. So vermehren sich parasitische Insekten vielfach parthenogenetisch; einen Übergang hierzu stellen diejenigen Formen dar, bei denen die Männchen nur selten auftreten oder funktionslos sind (*Nemeritis*, Schildläuse). Bekannt ist die Parallele im Wechsel der Vermehrungsvorgänge zwischen Aphiden und Rostpilzen, die noch durch das Hinzukommen des Wirtswechsels bei diesen beiden Familien besonders augenfällig wird (vgl. Morstatt[1]), S. 63ff. und ausführlicher Mordvilko[2])). Wie bei den Aphiden eine größere Anzahl verschiedener ungeschlechtlicher Formen zwischen die geschlechtliche eingeschaltet ist, so kommen bei den Rostpilzen bis zu fünf verschiedene Sporenformen vor.

Die Phasen des Parasitismus sind in neuester Zeit besonders an den Pilzen, die eine reichhaltige Stufenfolge davon aufweisen, studiert worden (vgl. Young[3]), Reynolds[4]), Münch[5])). Sie gehen an den beiden Extremen in die Symbiose[6]), das Zusammenleben ohne Schädigung oder mit Förderung des Wirtes, und die Saprophytie, die Ernährung von toter organischer Substanz, über. Münch hat in Erweiterung der bisherigen von De Bary aufgestellten Einteilung eine neue Gruppierung der heterotrophen Pflanzen vom pathologischen Standpunkt aus vorgenommen. De Bary[7]) hatte in der seither allgemein angenommenen Weise Parasiten, die zu den Organismen, von denen sie leben, im Verhältnis der Symbiose stehen, und Saprophyten, die sich von nicht lebenden organischen Körpern ernähren, unterschieden. Die Parasiten teilte er dann noch in fakultative Parasiten, die zwar ihre volle Entwicklung als Saprophyten durchmachen, sie aber auch vollständig oder teilweise als Parasiten durchzumachen vermögen, und obligate Parasiten, d. h. zur Erreichung ihres vollen Entwicklungsganges auf den Parasitismus angewiesene Parasiten. Die letzteren sind entweder a) streng obligate Parasiten, d. h. erfahrungsgemäß nur parasitisch wachsende, und b) fakultative Saprophyten, welche der Regel nach ihren Entwicklungsgang in parasitischer Lebensweise vollständig durchmachen, aber auch, wenigstens in bestimmten Stadien, saprophytisch vegetieren können.

Münch unterscheidet dagegen innerhalb der Pathophytie, d. i. der krankheitserregenden Lebensweise, als Hauptgruppen Parasiten und Perthophyten. Dabei sind von den Parasiten die meisten für die Vollendung ihres Entwicklungsganges in der Natur auf lebende Zellen angewiesen und töten diese

[1]) Morstatt, H., Einführung in die Pflanzenpathologie. Berlin 1923.

[2]) Mordvilko, A., Anolocyklische Uredinales und ihr Usprung. Biol. Zentralbl. **45**, 1925, 217—231; Die Evolution der Zyklen und die Heterözie bei den Rostpilzen. Zentralbl. Bakt. Abt. II, **66**, 1926, 181—204, 505—531.

[3]) Young, P. A., Classification of plants on the basis of parasitism. Amer. Journ. Bot. **14**, 1927, 481—486.

[4]) Reynolds, E. S., Studies on the physiology of plant disease. Ann. Missouri Bot. Gard. **18**, 1931, 57—94.

[5]) Münch, E., Über einige Grundbegriffe der Phytopathologie. Zeitschr. Pflanzenkrankht. **39**, 1929, 276—286.

[6]) Über Symbiose vgl. auch P. Buchner, Tier und Pflanze in Symbiose. 2. Aufl. Berlin 1930.

[7]) De Bary, A., Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze. Leipzig 1884.

nicht unmittelbar, während die Perthophyten hinsichtlich ihrer Ernährungsweise gewissermaßen ähnlich wie fressende Tiere leben, d. h. nicht dem lebenden Gewebe Säfte entziehen können, sondern die Zellen erst durch ihre Ausscheidungen töten. Zu den Parasiten gehören die pathogenen Erysipheen, Exoasceen, Uredineen, Ustilagineen, Exobasidien und manche Bakterien; zu den Perthophyten die meisten Blattfleckenpilze, die Zerstörer des Holzes und der Rinde von Holzpflanzen, also die Hauptmenge der Ascomyceten, Imperfecti und Hymenomyceten und manche Bakterien (z. B. *Gloeosporium*, *Nectria*; auch die Erreger von Welkekrankheiten). Die Perthophyten haben also mit den Saprophyten die Ernährung von totem Substrat gemeinsam. Bei den Parasiten sind dann die Voll- oder Holoparasiten in allen Entwicklungsstadien an lebende Zellen gebunden (z. B. Uredineen, Erysipheen), die Halb- oder Hemiparasiten können einen Teil des Lebenslaufes auch saprophytisch außerhalb der Wirtspflanze verbringen (z. B. Exoasceen, Ustilagineen, gewisse Symbionten, Mycorrhizapilze, Knöllchenbakterien, Flechtenpilze). Obligate Parasiten sind wie bei De Bary alle Voll- und Halbparasiten, die wenigstens zeitweise in der Wirtspflanze parasitisch leben müssen, um ihren vollen Entwicklungsgang zu vollenden; fakultative oder Gelegenheitsparasiten können auch außerhalb der Wirtspflanze ihren vollen Entwicklungsgang durchlaufen (Knöllchenbakterien, manche Mycorrhizapilze, Peronosporineen und vielleicht manche Brandpilze).

Alle Perthophyten lassen sich in künstlicher Kultur auch saprophytisch ernähren. In manchen Fällen ist eine Unterteilung möglich in obligate Perthophyten, die lebendes Gewebe zum Eindringen brauchen, und fakultative Perthophyten, die ohne dieses als fakultative Saprophyten leben können.

Für grüne Schmarotzer *(Viscum, Melampyrum)*, die sich nur zum Teil parasitisch ernähren, wird (statt Halbparasiten) die Bezeichnung Mesoparasiten eingeführt.

Nicht zur pathogenen Lebensweise gehört bei den Parasiten die Symbiose, bei der die Wirtspflanze nicht geschädigt wird oder auch Nutzen von dem Zusammenleben hat, und bei den von toten Stoffen lebenden Nekrophyten (außer der Perthophytie) die Saprophytie, das Leben von totem Substrat, das nicht erst abgetötet wird.

Münch hat bei dieser Gruppierung auch die Terminologie einheitlich durchgebildet. Es ergeben sich dabei für die Phasen der heterotrophen Lebensweise die Bezeichnungen Parasitie (mit Symbiose), Nekrophytie, Perthophytie, Saprophytie; für die Ernährungsweise Parasitotrophie, Nekrotrophie usw.; für die Krankheiten Parasitosen, Nekrosen, Perthosen usw.

Zusammengefaßt ergibt sich folgendes Schema für die Einteilung der heterotrophen Pflanzen vom pathologischen Standpunkt aus:

1. Parasiten: Können sich von lebendem Substrat ernähren.

a) Obligate: Der volle Entwicklungsgang wird nur bei wenigstens teilweise parasitärer Lebensweise erreicht.

aa) Vollparasiten (Holoparasiten): Ohne saprophytische Zwischenstadien.

bb) Halbparasiten (Hemiparasiten): Saprophytische Stadien kommen vor.

b) Fakultative (Gelegenheits-) Parasiten: Können sich bei saprophytischer Lebensweise voll entwickeln, aber gelegentlich auch parasitär werden.

2. Nekrophyten: Ernähren sich von totem Substrat.

a) Perthophyten: Befallen lebende Pflanzen, leben aber nur von totem Gewebe, das sie entweder selbst getötet haben oder das schon von Natur leblos war (z. B. Kernholz). Sind alle auch Halbsaprophyten. Vollperthophyten fehlen.

aa) Obligate: Kommen in der Natur nur auf Pflanzenteilen zur vollen Entwicklung, die sie lebend befallen und dabei getötet haben.

bb) Fakultative: Können sich in der Natur auch auf totem Substrat, das sie nicht selbst getötet haben oder das nicht lebenden Pflanzenteilen angehört, voll entwickeln und gelegentlich auch lebende Pflanzen befallen (Gelegenheitsperthophyten).

b) Saprophyten: Leben von totem Substrat, das sie nicht selbst getötet haben.

aa) Vollsaprophyten: Leben ausschließlich saprophytisch (nicht pathogen).

bb) Halbsaprophyten: Alle Perthophyten und die Halbparasiten. Sie gehören zu den Pathophyten.

Stevens und Young[1]) führen noch folgende Begriffe auf: Natürliche Parasiten (künstliche Saprophyten) sind solche Organismen, die in der Natur parasitisch leben, aber auch künstlich auf Agar usw. gezogen werden können. Obligate Parasiten können nicht in der Kultur saprophytisch gezogen werden. Totoparasiten leben im perfekten und im imperfekten Stadium parasitisch; Tropoparasiten sind im Konidienstadium Parasiten und im Askusstadium Saprophyten; Teleutoparasiten sind im perfekten Stadium, Deuteroparasiten im Konidienstadium Parasiten. Die alte Bezeichnung fakultative Parasiten bleibt dann für solche Organismen, die in bestimmten Stadien saprophytisch, z. B. im Boden oder in einer lebenden Wirtspflanze, leben und zuweilen parasitisch werden (z. B. *Fusarium*, gewisse Bakterien).

Viele Parasiten sind dabei, wie die vorstehenden Gruppierungen zeigen, nicht während ihrer ganzen Lebensdauer streng an eine Phase des Parasitismus gebunden, sondern zeigen Phasenwechsel. So besteht bei Rost- und Brandpilzen zeitweilig ein der Symbiose ähnliches Verhältnis zur Wirtspflanze, das man früher auch als latentes Verhalten oder als Raumparasitismus bezeichnet hat (vgl. Tischler[2]). Viele Pilze bilden ihre höheren Fruchtformen erst durch das saprophytisch auf den abgestorbenen Pflanzenteilen weiterlebende Myzel aus *(Peronospora, Fusicladium [Venturia])*.

Grade des Parasitismus (Sukzession). Wird ein Parasit selbst wieder von anderen Parasiten befallen, so nennt man die letzteren Hyperparasiten oder je nach ihrer Reihenfolge Parasiten 2. oder 3. Grades usw. Solche Fälle sind bei Pilzen seltener und ohne praktische Bedeutung (z. B. *Cicinnobolus cesatii* auf *Uncinula necator)*, kommen dagegen häufig bei Schlupfwespen vor.

[1]) Stevens, F. L., and Young, P. A., On the use of the terms saprophyte and parasite. Phytopathology **17**, 1927, 409—411.

[2]) Tischler, G., Untersuchungen über die Beeinflussung der *Euphorbia cyparissias* durch *Uromyces Pisi*. Flora 4, 1911, Heft 1; Über latente Krankheitsstadien nach *Uromyces*-Infektion bei *Euphorbia cyparissias*. Bot. Jahrb. **50**, 1914, Suppl.-Band.

Je nach der Bewertung der Pflanze durch den Menschen wechselt dann auch die Bewertung der Parasiten der verschiedenen Grade, die Tillyard[1]) in folgendem Schema dargestellt hat:

Organismus	Bewertung	Beispiel	Bewertung	Beispiel
1. Pflanze	nützlich	Birne	schädlich	Opuntie (in Australien)
2. Insekt als Feind von 1	schädlich	Birnblattwespe	nützlich	Schildlaus
3. Insekt als Parasit oder Feind von 2	nützlich	Schlupfwespe	schädlich	Marienkäfer
4. Sekundärer Parasit von 3	schädlich	(unbekannt)	nützlich	Schlupfwespe

Das Bewertungsverhältnis kann auch, wie das Beispiel der stachellosen Opuntie zeigt, in bezug auf dieselbe Pflanze wechseln, je nachdem diese als Nutzpflanze angebaut wird oder sich als Unkraut ausbreitet.

Der Ausdruck sekundäre Parasiten bezeichnet bei Pilzen und Bakterien nicht eine Phase des Parasitismus, sondern das sekundäre Auftreten nach einer vorhergehenden anderen Erkrankung oder Infektion, wie auch die Saprophyten, z. B. bei Fäulen, sich vielfach sekundär an Krankheitsherden einfinden.

Die fakultativen Parasiten, die ebenso gut auch saprophytisch leben können, sind sogenannte Schwächeparasiten (Dispositionsparasiten), d. h. sie können gesunde und unverletzte Pflanzen nicht befallen, sondern die Pflanze erst dann infizieren, wenn diese durch eine vorhergehende Schädigung parasitärer oder nichtparasitärer Art geschwächt sind. Nach einer Kritik des Begriffes der Schwächeparasiten durch Schaffnit und Meyer-Hermann (Phytopath. Zeitschr. 2, 1930, 110) handelt es sich jedoch bei jenen nicht um die Abhängigkeit vom Zustand der Pflanze, sondern um Unterschiede in der pathogenen Fähigkeit und größere Abhängigkeit von Umweltfaktoren. Im besonderen bezeichnet man als Wundparasiten diejenigen, die die Zellmembran der Pflanzen nicht durchdringen können und nur durch Verletzungen in sie eindringen. Im Gegensatz dazu sind die obligaten Parasiten vom Gesundheitszustand der Wirtspflanze unabhängig und befallen häufig gerade die besternährten Pflanzen am meisten (Vollparasiten; z. B. Rost- und Brandpilze). Mit dem Ausdruck Raumparasiten bezeichnet man interzellular wachsende Parasiten, die keine unmittelbare Schädigung des Wirtes hervorrufen. Hierzu gehören insbesondere einige Parasiten, die nur während einer bestimmten Phase ihres Entwicklungsganges unschädlich sind und erst dann, wenn sie fruktifizieren, Gewebezerstörungen hervorrufen (z. B. Brandpilze mit Keimlingsinfektion, Ädidienmyzel von *Uromyces pisi* in *Euphorbia cyparissias*). Auch für nichtparasitäre Epiphyten ist der Ausdruck Raumparasiten oder Pseudoparasiten früher — unrichtigerweise — verwendet worden.

[1]) Tillyard, Progress of economic entomology. Gard. Chronicle **80**, 1926, 453.

Große Unterschiede bestehen ferner in der Spezialisierung der Parasiten. So unterscheidet man schon bei den pflanzenfressenden Insekten polyphage, oligophage und monophage, je nachdem sie zahlreiche oder wenige verschiedene Arten befallen oder nur auf eine einzige beschränkt sind. Ebenso sind die Pilze und Bakterien mehr oder weniger spezialisiert: eng spezialisierte befallen nur eine bestimmte Art oder sogar nur eine bestimmte Sorte. Bei der Besprechung der Immunität wird noch hierauf zurückzukommen sein, denn es ist klar, daß z. B. bei eng spezialisierten Pilzen viel mehr Aussicht besteht, immune Sorten zu finden, als bei solchen, die gleichzeitig verschiedene Arten oder Gattungen befallen. Im allgemeinen sind die obligaten oder Vollparasiten enger spezialisiert, während die fakultativen in der Auswahl der Wirte weniger beschränkt sind.

Eine extreme Steigerung der Spezialisierung liegt in der Ausbildung sogenannter biologischer Rassen oder Formen vor, die schon bei den Insekten vielfach vorkommen und neuerdings bei den Pilzen, wo ihnen große praktische Bedeutung zukommt, als Biotypen besonders studiert worden sind. Der Name biologische Rassen usw. bezieht sich darauf, daß die Differenzierung noch nicht so weit fortgeschritten ist, um bis zu morphologisch unterscheidbaren Formen zu führen, so daß die Abgrenzung nur nach dem physiologischen Verhalten möglich ist. Unter den in Frage kommenden Tieren sind biologische Rassen bei Insekten und anderen Gruppen (Myriapoden, Crustaceen, Arachniden und besonders Nematoden) bekannt (Thorpe[1]). Zum Begriff der biologischen Rassen gehört bei Insekten das Vorkommen von verschiedenen Gruppen einer Art, die gewöhnlich durch Spezialisierung auf verschiedene Nährpflanzen mehr oder weniger getrennt sind, am gleichen Ort und mit bestimmten Unterschieden im biologischen Verhalten, aber mit geringen oder nicht konstanten oder ganz fehlenden morphologischen Unterschieden. Der wichtigste Fall betrifft die Reblaus, bei der Börner zwei Rassen, eine kurzrüßlige (*foliae Fitch*), eine langrüßlige (*vastatrix Planchon*), unterscheidet, die sich gegenüber gewissen Rebsorten biologisch verschieden verhalten und auch geographisch verschiedene Verbreitung haben. Beispiele echter biologischer Rassen auf Grund von Spezialisierung auf bestimmte Wirte liegen vor bei *Pegomyia hyoscyami*, *Rhagoletis pomonella* und *Hyponomeuta padellus*. Biologische Unterschiede in Verbindung mit geographischer Isolierung finden sich bei *Trialeurodes vaporiarorum*, bei Arten von *Chermes*, *Phylloxera* u. a. Aphiden, ferner unter parasitischen Insekten bei *Trichogramma* und bei Tachiniden. Auch die experimentelle Erzeugung biologischer Rassen von Insekten durch Übertragung auf andere Nährpflanzen ist beobachtet worden.

Bei den Pilzen kommt die am reichsten ausgebildete Spezialisierung bei den Rostpilzen vor. Zuerst hatte Schroeter 1879 bei diesen biologische oder physiologische Rassen unterschieden. 1904 wurden sie dann von Eriksson als sogenannte spezialisierte Formen (*formae speciales*) ausführlich beschrieben, die jeweils auf eine oder mehrere Arten von Wirtspflanzen beschränkt und von denen z. B. beim Schwarzrost, *Puccinia graminis*, neun bekannt geworden sind.

[1]) Thorpe, W. H., Biological races in insects and allied groups. Biol. Rev. Cambridge 5, 1930, 177—212. (Zit. nach Rev. appl. Ent. A. 18, 1930, 691.)

Von 1916 an wurden dann durch die Untersuchungen von Stakman und seiner Schule als weitergehende Spezialisierung innerhalb dieser Formen biologisch getrennte Rassen (*strains*, Biotypen) nachgewiesen, die nach ihrer Aggressivität gegen verschiedene Sorten der Wirtspflanze unterschieden werden. So kennt man (nach Wallace[1]) bei *Puccinia graminis tritici* über 100 verschiedene Biotypen, bei *P. g. avenae* 7, bei *P. g. secalis* 14, bei *P. g. phleipratensis* 2; von *P. g. agrostidis* und *P. g. poae* sind dagegen keine Biotypen bekannt (vgl. auch Brierley[2]), van Slogteren[3]).

Andere wichtige Pilze, von denen Biotypen festgestellt wurden, sind die Ustilagineen, Erysipheen, *Colletotrichum lindemuthianum* (34 Biotypen), *Venturia (= Fusicladium dendriticum)* (vgl. auch im Abschnitt über Immunität).

Außer bei den Pilzen ist auch bei der Mistel weitgehende Spezialisierung in biologische Rassen beschrieben worden. Die Entstehung solcher Biotypen wird bisher, insbesondere z. B. bei den Nematoden, als eine erbliche fixierte Anpassung an die besondere Nährpflanze gedeutet. Demgegenüber vertritt Stakman[4]) nach den neueren Beobachtungen an Rostpilzen die Anschauung: „Physiologische Formen sind entstanden und entstehen noch nur durch Hybridisierung oder Mutation."

Unter den merkwürdigen Konvergenzerscheinungen zwischen den schon erwähnten Rostpilzen und Aphiden ist der Wirtswechsel eine weitere Steigerung der parasitären Spezialisierung. Er besteht darin, daß sich einzelne Stadien des mehrstufigen Entwicklungsganges auf verschiedenen, ebenso wie der Hauptwirt festbegrenzten Neben- oder Zwischenwirten abspielen. Das älteste bekannte Beispiel ist der Zusammenhang des Getreiderostes *Puccinia graminis* mit dem Berberitzenrost. Bei den Blattläusen werden die wirtswechselnden Arten auch als wandernde (migrierende, heteroezische) bezeichnet.

Pflanzenschädlich wirken können auch die Epiphyten unter den höheren Pflanzen, die, ohne Parasiten zu sein, auf ihrem Wirte festsitzen (z. B. Flechten, Moose, Farne und zuweilen Blütenpflanzen). Man hat sie zuweilen als Pseudoparasiten oder ebenfalls als Raumparasiten (s. o.) bezeichnet und in den epiphyllisch lebenden Pilzen eine Vorstufe des Parasitismus gesehen.

Eine Gruppe von Pflanzenkrankheiten, deren Erreger zur Zeit noch nicht systematisch eingereiht werden können, sind die Viruskrankheiten. Wenn auch das Wesen der Vira noch strittig ist, da noch nicht feststeht, ob es sich um ultramikroskopische Organismen oder unbelebte infektiöse Stoffe enzym- oder toxinartiger Natur mit autokatalytischer Regeneration oder nach einer neueren Hypothese gar um eine Zwischenstufe zwischen beiden handelt, sind sie doch unzweifelhaft die Erreger von Pflanzenkrankheiten, die vorläufig noch eine besondere Stellung einnehmen. Die Viruskrankheiten sind nach Übertragungsweise und Verlauf der Infektion (z. B. Wanderung des Virus im Pflanzen-

[1]) Wallace, J. M., Physiologic specialization as a factor in the epiphytology of *Puccinia graminis tritici*. Phytopathology **22**, 1932, 105—142.

[2]) Brierley, W. B., Biological races in fungi and their significance in evolution. Ann. appl. biol. **18**, 1931, 420—434.

[3]) Van Slogteren, E., Biologiese rassen. Tijdschr. plantenziekt. **37**, 1931, 137—149.

[4]) Stakman, E. C., Physiologic specialization in plant pathogenic fungi. Leopoldina (Amerikaband), Leipzig 1929, 263—289 (zit. nach Van Slogteren).

körper) echte Infektionskrankheiten, können jedoch nicht zu den parasitären Krankheiten gerechnet werden, solange nicht Organismen als Erreger nachgewiesen sind. Sie wurden früher mit anderen Krankheiten unbekannter Ursache zusammen als sogenannte physiologische Krankheiten bezeichnet, da eben die das Wesen der meisten Krankheiten ausmachende Stoffwechselstörung im Vordergrund stand. Später fand Sorauer bei diesen Krankheiten Verschiebungen der enzymatischen Funktionen und nannte sie enzymatische Krankheiten. Seit einzelne Eigenschaften des Krankheitsstoffes näher bekannt wurden, wird dieser nach Baur einfach als Virus bezeichnet, und man hat dafür wegen der Eigenschaft, Bakterien zurückhaltende Filter zu passieren, vielfach den Ausdruck filtrierbares Virus gewählt. Zu den nicht immer gleichmäßigen Eigenschaften der Vira gehören außerdem die Ausbreitung und Vermehrung in der Pflanze, die Fällbarkeit mit Alkohol, das Überstehen der Austrocknung in den Blättern und der Konservierung mit Toluol, dagegen Absterben bei Erhitzung über 70 Grad, die Wirksamkeit in sehr großen Verdünnungen (vgl. die kurze Übersicht von Butler[1]). Die Übertragung der Infektion erfolgt in der Natur meist oder ausschließlich durch mehr oder weniger spezialisierte Insekten, die fast ausnahmslos zu den Homopteren gehören.

Zu den Viruskrankheiten rechnen Mosaikkrankheiten, infektiöse Chlorose, Blattroll- und Kräuselkrankheiten. Für weitere Einzelheiten sei auf die ausführliche Darstellung in diesem Bande verwiesen.

Krankheitsvorgänge

Den äußeren Erscheinungsformen der Krankheiten liegen Vorgänge zugrunde, die sich letzten Endes in der Einzelzelle abspielen und das eigentliche Wesen der Krankheit ausmachen. Die Untersuchung dieser Vorgänge fällt je nach dem Vorwiegen anomaler Form oder anomaler Funktion bei der Krankheit in den Bereich der pathologischen Anatomie oder der pathologischen Physiologie.[2]) Ihre allgemeine Charakterisierung erfahren sie durch die Zellularpathologie, durch welche sich die Pflanzenpathologie aufs engste an die medizinische Pathologie anschließt.[3])

[1]) Butler, E. J., Some characteristics of the virus diseases of plants. Science Progress Nr. 67, 1923, 416—431.

[2]) Der Einwand, der von Werth (W., E., Zur Kenntnis der Blüten- und Fruchtschädigungen der Obstgewächse. Angew. Bot. 7, 1925, S. 152) gegen den Begriff pathologische Physiologie erhoben wird, trifft m. E. nicht zu. Werth sagt: „Wohl aber gibt es eine physiologische Pathologie, daß heißt eine normal-physiologische Seite der Pflanzenkrankheitslehre, eine Phytopathologie auf physiologischer Grundlage." Derselbe Einwand könnte ebensogut auch gegen den Begriff der pathologischen Anatomie erhoben werden, wenn man beide nicht als „Physiologie der pathologischen Vorgänge" und „Anatomie der pathologischen Formen" deutet. „*Plant pathology is the science of abnormal plant physiology*" (Whetzel, H. H., The terminology of phytopathology. Proc. Intern. Congr. Plant Sci. Ithaca 2, 1929, 1204—1215).

[3]) Vgl. Morstatt, H., Die wissenschaftlichen Grundlagen der Pflanzenpathologie. Ang. Bot. 4, 1922, 16—32 (S. 22); Einführung in die Pflanzenpathologie. Berlin 1923 (S. 23, 30ff.); Pflanzenpathologie als Wissenschaft und Unterrichtsgegenstand. Proceed. Intern. Congr. Plant Sci. Ithaca 2, 1929, 1194—1203 (S. 1199).

Die zellularpathologischen Vorgänge, von denen die allgemeine Pathologie fünf, nämlich Nekrose, Degeneration, Atrophie, Rückbildung, Hypoplasie unterscheidet, werden von H. H. Whetzel, der sie als Grundlage einer wissenschaftlichen Einteilung der Pflanzenkrankheiten benützt, in drei Gruppen eingeteilt: Nekrosen, Hypoplasien und Hyperplasien *(Classification of plant diseases; Lecture text,* 1925).

Die Nekrosen sind regressive Vorgänge, sie bestehen in anomalen Abbau- oder Zersetzungsprozessen des Protoplasten oder der Zellwand und führen zu Desorganisation und Tod von Zellen, Geweben oder Organen. Plesionekrosen sind nekrotische Krankheiten, deren wichtigste Symptome von degenerativen Prozessen herrühren, die dem Tod von Zellen, Geweben und Organen vorangehen; Holonekrosen solche, deren wichtigste Symptome die Folge des Todes von Zellen, Geweben und Organen sind.

Hypoplasien sind repressive Vorgänge, die von der Unterdrückung oder Verzögerung der normalen Entwicklung von Zellen, Geweben oder Organen herrühren. Zu ihnen gehören Lipoplasien, nicht normale Differenzierung, Hypotrophien, unternormale Größenentwicklung der Zellen, die zur Verzwergung der Pflanze oder ihrer Organe führt, und Hypoplasien (i. e. S.), Verzwergung infolge unternormaler Vermehrung der Zellen.

Hyperplasien sind progressive Vorgänge, die auf der übernormalen Entwicklung von Zellen, Geweben oder Organen beruhen. Dabei sind Präplasien die vorzeitige Entwicklung oder Differenzierung dieser Einheiten, Metaplasien ihre Umwandlung vom normalen Typus in einen anomalen, Hypertrophien die gesteigerte Größenentwicklung von Zellen und Hyperplasien i. e. S. die Vergrößerung durch übernormale Anzahl von Zellen.

Unabhängig von dieser Einteilung unterscheidet Werth (1925) ohne Ausführung in den Einzelheiten nur zwei große Gruppen von phytopathologischen Erscheinungen, die reinen Schädigungen, Nekrosen, und Bildungsabweichungen, als welche dann regressive Veränderungen, Hypoplasien, und die progressiven, Hypertrophien, zusammenzufassen sind.

Eine Ausarbeitung dieses Systems steht noch aus, und viele Krankheiten sind auch noch nicht genügend untersucht, um sie nach dem Charakter ihrer entscheidenden Vorgänge einzureihen. Zu den Nekrosen oder reinen Schädigungen (Zelltod, Absterben von Zellen) gehören zunächst die degenerativen Vorgänge, die in einer Veränderung der funktionellen Strukturen bestehen und sich in Abnormitäten des Stoffwechsels äußern, z. B. im Welken grüner Pflanzenteile infolge von vermindertem osmotischem Druck; ferner in Verfärbungen infolge von Störungen in den Chloroplasten, in mangelhafter Assimilation oder Reservestoffbildung, in Ausscheidung von Fett und anderen unlöslichen Stoffen in der Zelle (Ausfällen der Kolloide) und anderen Veränderungen des Zellinhaltes oder der Zellwände (= Plesionekrosen Whetzels). Ein mittelbares Absterben von Zellen liegt vor bei vielen örtlich begrenzten Krankheitsvorgängen, wie beim Vertrocknen von Pflanzenteilen und bei allen Fäulnisvorgängen (Naß- und Trockenfäulen) und bei vielen Fleckenbildungen infolge der Angriffe von Parasiten (= Holonekrosen Whetzels). Insbesondere sind die charakteristischen postmortalen Verfärbungen bei solchen Flecken echte

Nekrosen. Bei der Phloemnekrose der Blattrollkrankheit der Kartoffel unterscheidet v. Brehmer[1]) als Nekrose eine fortschreitende Verquellung der Zellwände, die schließlich zum völligen Verschwinden des Lumens führt, von der Nekrobiose, die auf einem Zusammendrücken der abgestorbenen Siebröhren und Geleitzellen durch die benachbarten turgeszenteren Zellen beruht. Eine dritte Form ist die Obliteration, bei der sämtliche Phloemelemente mehr oder minder gleichmäßig verdickt und tangential oder radial zusammengedrückt und gestreckt sind.

Zu den Hypoplasien gehören der Nanismus (Verzwergung), infolge von unmittelbarem Nährstoffmangel oder von parasitären Einflüssen, Teilvorgänge des Etiolements und das Lagern von Getreide infolge ungenügender Gewebedifferenzierung.

Hyperplasie ist z. B. die Regeneration bei der Wundheilung, die in vermehrtem Wachstum und vermehrter Teilung von Zellen besteht. Hierher gehören auch die Bildung von Geschwülsten (Tumoren), die Gallbildungen (Zezidien) und Mißbildungen (Terata) der Pflanzen.

Die zellularpathologischen Vorgänge stellen sich in ihrer Auswirkung als Krankheitserscheinungen dar, deren Beschreibung in das Gebiet der pathologischen Anatomie oder Physiologie fällt.

Soweit die pathologische Anatomie Histologie ist, fällt sie mit der beschriebenen Zellularpathologie zusammen, die ja im wesentlichen die sichtbaren Strukturveränderungen der Zellen beschreibt. Als Morphologie behandelt sie Entstehung, Entwicklung und Form der pathologischen Gewebe und Organe. Wir verweisen dazu auf die Gesamtdarstellung in Küsters Pathologischer Pflanzenanatomie (3. Aufl., Jena 1925) und gehen hier nur noch auf deren für uns wichtigstes Teilgebiet, die Gallen[2]), näher ein.

Die Entstehung der Gallen oder Zezidien kommt durch abnorme Wachstumsreaktionen auf parasitäre Reize zustande. Es handelt sich also um einen ökologischen Begriff, und man bezeichnet nur solche Bildungsabweichungen als Gallen, die durch fremde Organismen hervorgerufen sind und die in bestimmten physiologischen Beziehungen zu ihrem Erreger stehen. Die Gallen bieten den Erregern zugleich Nahrung und Wohnung dar. Durch die progressiven Bildungsabweichungen unterscheiden sie sich von reiner Schädigung, z. B. durch fressende und saugende Insekten oder durch Pilze, und durch das symbiontische Verhältnis zu den erregenden Organismen sind sie von den anderen Formanomalien und den eigentlichen Mißbildungen abgegrenzt. In ökologischer Hinsicht sind die Gallen ein Sonderfall des Parasitismus mit unendlich vielen Abstufungen der gegenseitigen Anpassung und bieten daher, wie insbesondere von Zweigelt[3]) in eingehenden Untersuchungen dargelegt wurde, Beispiele

[1]) v. Brehmer, W., Die anatomischen und mikrochemischen Veränderungen des Kartoffelleptoms. Intern. Conf. Phytopath. Holland 1923, 79—85.

[2]) Vgl. hierzu: Küster, E., Die Gallen der Pflanzen. Leipzig 1911; Anatomie der Gallen. In: Linsbauers Handbuch d. Pflanzenanatomie 1. Abt. 3. Teil 1930; Roß, H., Die Pflanzengallen (Cecidien) Mittel- und Nordeuropas. 2. Aufl. Jena 1927; Praktikum der Gallenkunde (Cecidologie). Berlin 1932.

[3]) Zweigelt, F., Blattlausgallen. Histogenetische und biologische Studien an Tetraneura- und Schizoneuragallen. Die Blattlausgallen im Dienste prinzipieller Gallenforschung (Monogr. angew. Ent. Nr. 11), Berlin 1931.

zur Behandlung aller prinzipiellen Einzelfragen derselben, wie der Spezialisierung und Rassenbildung, der Immunität, Resistenz und Anfälligkeit, der Beziehungen zwischen Infektion und Intoxikation, der formativen Reizwirkungen, der Anpassungen und schließlich des teleologischen Problems.

Küster teilt die Gallbildungen ein in organoide Gallen, die aus deutlich erkennbaren Organen bestehen und entsprechenden anatomischen Bau aufweisen, wie die Hexenbesen, Wirrzöpfe und Sproßspitzengallen, und in histioide Gallen, die Gewebewucherungen an einzelnen Pflanzenorganen darstellen und keine Gliederung in Achse und Blatt erkennen lassen. Bei den letzteren werden noch kataplasmatische Gallen mit veränderlichen Formen und Größenverhältnissen, z. B. Krebsgallen, Knospengallen, und prosoplasmatische Gallen mit charakteristischer und beständiger Form, Größe und anatomischer Beschaffenheit, z. B. Filzgallen *(Erineum)*, Beutelgallen, Galläpfel, unterschieden.

Gallenbildung kann an allen Organen der Pflanze auftreten, ist aber am häufigsten an Blättern. Sie ist auch nicht auf bestimmte Gewebe beschränkt, sondern es haben, wie Butler[1]) neuerdings dargetan hat, alle lebenden Zellen die Fähigkeit, auf verschiedene Reize mit Hypertrophie, Hyperplasie oder Meristembildung zu reagieren, so daß Urmeristeme nicht notwendigerweise bei der Gallenbildung beteiligt sein müssen.

Gallentragende Pflanzen oder Gallenwirte kommen in allen Abteilungen des Pflanzenreiches vor. Bei den Blütenpflanzen sind die praktisch wichtigsten Erreger Bakterien (z. B. *Pseudomonas tumefaciens*) und Pilze (z. B. Chytridineen, Erysipheen, Uredineen und Ustilagineen), von den Tieren die Nematoden (z. B. *Heterodera*), Milben, Blattläuse, Gallmücken (Cecidomyiden), Gallwespen (Cynipiden) und Rüsselkäfer (Apioninen).

Die von Tieren verursachten Gallen werden als Zoozezidien, im einzelnen als Älchengallen, Milbengallen (Phytoptozezidien) und Insektengallen (Entomozezidien) bezeichnet gegenüber den von Pflanzen hervorgerufenen Phytozezidien, unter denen man wieder die Bakteriengallen und Pilzgallen (Mykozezidien) besonders bezeichnet. Entsprechend benennt man auch die Gallenerreger als Zezidozoen und Zezidophyten.

Die physiologischen Vorgänge bei den Pflanzenkrankheiten sind bisher sehr wenig und noch kaum vergleichend bearbeitet worden. Die gegenwärtige ökologische Richtung beschränkt sich in bezug auf die kranke Pflanze hauptsächlich auf die Beschreibung der äußeren Erscheinungen des Krankheitsbildes, dagegen werden der gesamte Verlauf der Krankheit und die physiologischen Grundlagen weniger berücksichtigt. Sie treten infolge der ätiologisch orientierten Forschung gegenüber ausführlicher Behandlung der Physiologie des Parasiten und der Beziehungen zwischen Parasit und Wirtspflanze zurück, auf die auch hier noch näher eingegangen werden soll. Daher liegt noch wenig und stark zerstreutes Material für eine vergleichende pathologische Physiologie vor. Einen bemerkenswerten Anfang in dieser Richtung machen die „Tafeln zur

[1]) Butler, E. J., Some aspects of the morbid anatomy of plants. Ann. appl. biol. 17, 1930, 175—212.

vergleichenden Physiologie und Pathologie der Kulturpflanzen" von Merkenschlager (Berlin 1927), der die Physiologie der Keimung und des Wachstums, insbesondere in ihrer Beziehung zu Boden und Nährstoffen, zu Feuchtigkeit und Licht an einer Anzahl von gegensätzlichen Beispielen vergleichend untersucht und dabei die zugehörigen Störungen und Schadenwirkungen mit dem Ziel einer Stoffwechselpathologie der Kulturpflanzen berücksichtigt. Weiteres Material liegt noch bei den aus den erwähnten Gründen relativ wenig bearbeiteten nichtparasitären Krankheiten vor, wo eben das Fehlen eines pathogenen Organismus den Anlaß zur Untersuchung der Vorgänge in der Pflanze selbst gegeben hat. Eine neuere zusammenfassende Bearbeitung dieser Krankheiten wird aber erst mit dem gegenwärtigen Bande unseres Handbuches vorliegen. Die meisten Untersuchungen finden sich hier schließlich im besonderen auf dem Gebiete der Viruskrankheiten, welche typische Stoffwechselkrankheiten sind und bei denen gerade die Forschung nach der Natur des Erregers zu einem großen Teil den Weg über die Physiologie der Krankheitsvorgänge nehmen mußte.

Bis zur Entwicklung eines eignen Systems wird die pathologische Physiologie der Einteilung der normalen Physiologie folgen und die pathologischen Erscheinungen bei den Vorgängen der Ernährung, der Atmung, des Wachstums und der Fortpflanzung zu untersuchen haben. Hier dürfte den an die Ernährung anschließenden Fragen weitaus der größte Anteil zufallen, da unter den nichtparasitären Ursachen der Krankheiten die durch den Boden bedingten — Nährstoffmangel und -überschuß, Säuregrad, Wasserverhältnisse — und unter den parasitär bedingten ebenfalls die Mehrzahl sich als Ernährungsstörungen äußern.

Solche vergleichenden Untersuchungen werden in der Folge auch die Krankheitserscheinungen vielfach schärfer charakterisieren lassen und damit der Diagnostik, z. B. der Blattverfärbungen, zugute kommen. Sie werden auch besser hervortreten lassen, inwieweit Krankheitssymptome, wie Verfärbungen, Art der Reizreaktion und Gallenbildung spezifische Reaktionen der Pflanze darstellen, die in gleicher Weise durch sehr verschiedene Ursachen ausgelöst werden können.

Schließlich erhebt sich auch hier wieder die Frage nach der Grenze zwischen als normal und als pathologisch zu beurteilenden Vorgängen. Wir erwähnen daher hier noch die neuere von Küster[1]) für die Pathologie der Pflanzenzelle entwickelte Definition im Vergleich zu den einleitend gegebenen Begriffsbestimmungen: „Als pathologisch werden in erster Linie Vorgänge zu bewerten sein, die dem Tod der Zelle oder bestimmter Anteile des Protoplasmas vorausgehen und zu ihrem Tod führen können, die sich also nicht nur als Stationen der Zytogenese, die vor dem Tode durchlaufen werden, sondern die sich als Ursache des ihnen zeitlich folgenden Zellentodes erweisen lassen."

Als ein in vielen Fällen wichtiges unterscheidendes Merkmal wird sich hierbei die Irreversibilität der Vorgänge erweisen. Man wird im allgemeinen sagen können,

[1]) Küster, E., Pathologie der Pflanzenzelle. Teil I. Pathologie des Protoplasmas. Berlin 1929.

daß die Prozesse, solange sie noch innerhalb der „Breite der Gesundheit" bzw. der Anpassungsfähigkeit des Organismus verlaufen, reversibel sind, während sie irreversibel werden, sobald die Stärke des störenden Einflusses die Grenze dieser Fähigkeit überschreitet. Ein prägnantes Beispiel hierfür bietet das Blattrollen bei der Kartoffel als Ausdruck von Störungen der Wasserbilanz, das je nach Art, Dauer und Stärke der Ursachen teils als vorübergehende Regulationserscheinung, teils als irreversible Krankheit auftritt.[1])

Pathogenese

Das Ergebnis des beiderseitigen und gegenseitigen Verhaltens von Träger *(suscept)* und Erreger *(pathogene)* der Krankheit ist die Pathogenese, die Entstehung und der Verlauf der Krankheit. Sie ist im besonderen für die Infektionskrankheiten ausgearbeitet worden — bei den nichtparasitären würde sie sich viel einfacher als Ergebnis von Einwirkung und Reaktion darstellen —; ihre Schilderung ist hier schon wegen der Terminologie der Stadien usw. notwendig.

Da Krankheit die Reaktion auf pathogene Reize ist, hat die Pathogenese, wenn sie sich auch im wesentlichen auf Infektionskrankheiten, wie Bakteriosen, Mykosen und Virosen bezieht, als Krankheitslehre in erster Linie von der Pflanze auszugehen und das Verhältnis zwischen Krankheit und Träger der Krankheit zu berücksichtigen, während die Mykologie das Verhältnis von Parasit und Wirt *(host)* ins Auge faßt. Wir unterscheiden dabei als Stadien 1. die Übertragung des Erregers, 2. den Infektionsvorgang, 3. die Inkubationszeit oder das latente Stadium der Krankheit, 4. den Ausbruch und Verlauf der Krankheit.

1. Die Übertragung des Erregers. Die Vorbedingung der Erkrankung ist die noch nicht durchweg zur eigentlichen Pathogenese gehörende Übertragung des Ansteckungsstoffes *(Inoculum)*. Dieser besteht aus Bakterien, Pilzsporen oder Myzel, bei Tieren aus Eiern, Larven oder anderen Stadien, bei Virosen aus virushaltigem Material. Das Übertragungsstadium beginnt, wenn der Ansteckungsstoff seinen Entstehungsort verläßt, und endigt mit seiner Deposition an der Infektionsstelle. Künstliche Übertragung und die Beimpfung eines Nährbodens gehören ebenso hierher wie die natürliche Übertragung.

Die Übertragung von Krankheiten, die vielfach schon mit dem Infektionsvorgang zusammenfällt, ist ein Problem von großer praktischer Bedeutung. Sie erfolgt in der Natur aktiv durch Sporenabschleuderung oder Myzelwachstum bei Pilzen, durch Ortsbewegung von Tieren oder passiv als Verschleppung durch Atmosphärilien, durch Tiere und den Menschen. Eine wichtige Übertragungsweise ist ferner die Übertragung durch Samen; insofern dabei Bakterien, Pilzsporen usw. dem Samen äußerlich anhaften, findet eine wirkliche Übertragung statt. Handelt es sich aber um bereits am Entstehungsort infizierte Samen, so ist die Pflanze tatsächlich schon erkrankt; praktisch wird auch dieser Vorgang als Übertragung bezeichnet. Ebenso kommt auch die Verbreitung von Krankheiten durch Zwischenwirte oder Überhälterpflanzen (z. B. Rostpilze, Blattläuse) praktisch einer Übertragung gleich.

---

[1]) Vgl. Esmarch, F., Die Blattrollkrankheit der Kartoffel. Monogr. zum Pflanzenschutz Nr. 8, Berlin 1932.

Bei den Pilzen insbesondere unterscheiden Fischer und Gäumann[1]) als Formen der Verbreitungsbiologie der Sporen: Sporen ohne besondere Verbreitungsnotwendigkeit, Verbreitung durch Abschleuderung, Hydrochorie (Verbreitung durch Wasser), Anemochorie (Verbreitung durch Wind), Zoochorie (Verbreitung durch Tiere), Anthropochorie (Verbreitung durch den Menschen).

Bei den Bakteriosen führt Heald[2]) als wichtige Verbreitungsarten auf, 1. die Verbreitung durch Saat, einschließlich Früchte, Zwiebeln, Knollen, Pfropfreiser (z. B. Gelbkrankheit der Hyazinthen, Schwarzbeinigkeit der Kartoffel), 2. Verbreitung durch Insekten und andere Tiere (z. B. *Bac. amylovorus* durch fressende und saugende Insekten, Welkekrankheit der Gurken durch den Chrysomeliden *Diabrotica vittata*, Olivenkrebs durch Schnecken, Bakteriosen an Tabak und Tomaten durch Wunden von Nematoden), 3. Verbreitung durch Dünger (z. B. Schorf, Fäulen u. a.).

Die bekannte Rolle des Windes bei der Verbreitung von Pilzsporen ist neuerdings genauer untersucht worden, insbesondere bei den Rostforschungen von Stakman und seinen Mitarbeitern.[3]) Hierzu wurden mit Vaselin bestrichene Objektträger als „Sporenfallen" an Flugzeugen in verschiedener Höhe der Luftströmung ausgesetzt. Bis zu 3000 m Höhe fanden sich zahlreiche Sporen außer von Rost von *Helminthosporium*, *Alternaria*, *Cladosporium*, *Cephalothecium* und *Ustilago*. Diese Beobachtungen haben zur Erklärung der ersten jährlichen Rostinfektionen mit Sporen aus weit entfernten Rostgebieten geführt. So wird z. B. der Getreiderost bei bestimmter Wetterlage vom Mississippital bis Manitoba verweht. Neuere Untersuchungen darüber sind u. a. von Popp und Craigie[4]) veröffentlicht worden. Indirekt ist die Rolle des Windes an der Verbreitung des Rostes von Berberitzensträuchern aus näher beobachtet; ebenso liegen auch Erfahrungen über die Ausbreitung von *Peridermium Strobi* von Ribessträuchern aus vor. Wie die Pilzsporen, so werden auch Insekten häufig passiv durch den Wind verbreitet; insbesondere liegen Beobachtungen über Verwehung von Schildläusen vor. Beobachtungen über Insekten in hohen Luftschichten sind von Felt[5]) zusammengestellt, der betont, daß im allgemeinen nicht Stürme oder Wandertrieb die Insekten in die Höhe führen, sondern zufällige Mitführung durch vertikale Luftströmungen.

Über die Verbreitung von Pilzsporen durch Spritztropfen bei Wind hat Faulwetter[6]) festgestellt, daß sie hauptsächlich darauf beruht, daß die fallenden Tropfen nur zerstäuben, wenn sie auf eine benetzte Fläche auftreffen, und daß

---

[1]) Fischer, E., und Gäumann, E., Biologie der pflanzenbewohnenden parasitischen Pilze. Jena 1929.

[2]) Heald, F. D., Manual of plant diseases. New York and London 1926.

[3]) Stakman, E. C. et al., Observations on the spore content of the upper air. Phytopathology **12**, 1922, 44; Stakman, E. C., Henry, A. W., Curran, G. C., Christopher, W. N., Spores in the Upper Air. Journ. Agric. Res. **24**, 1923, 599—606.

[4]) Popp, W., and Craigie, J. H., Rust epidemiology. Rep. of the progress of rust research, Dept. Agric. Canada 1931, 5—10.

[5]) Felt, E. P., Insect inhabitants of the upper air. Transact. 4. Intern. Congr. Entom. Ithaca 1928, Naumburg 1929, **2**. 869—872.

[6]) Faulwetter, R. C., Wind blown rain as a factor in disease dissemination. Journ. Agric. Res. **10**, 1917, 139—648.

die abgeschleuderten Spritztropfen aus dieser Wasserschicht bestehen. Ihre Verwehung durch den Wind erstreckt sich auf Nachbarpflanzen bis zu einigen Metern Entfernung, bei leichtem Wind hauptsächlich bis 2,5 m, in geringeren Mengen bis 5 m. Der Tropfenfall bei Tau und starkem Nebel ohne Wind verbreitet Spritztropfen auf 50—75 cm und erklärt die lokale Ausbreitung einer Anzahl von Krankheiten.

Die schon lange bekannte Rolle der Insekten als Krankheitsüberträger ist durch zahlreiche neuere Untersuchungen exakt nachgewiesen worden. Den Anstoß dazu gab die Entdeckung, daß die Viruskrankheiten in den meisten Fällen durch saugende Insekten übertragen werden. Es handelt sich dabei zum Unterschied von der sonstigen einfachen Verschleppung der Krankheitskeime vielfach um direkte spezifische Überimpfung des vom Insekt aufgenommenen Virus beim Saugakt in analoger Weise, wie es bei verschiedenen menschlichen und tierischen Krankheiten durch Insekten und Zecken geschieht (z. B. die Übertragung der Malaria durch *Anopheles*, der der Trypanosomiasis durch Glossinen, des Rückfallfiebers durch Zecken usw.).[1] Eine Übersicht über die Übertragung der Pflanzenkrankheiten durch Insekten ist zuerst von Rand u. a.[2] gegeben worden; eine spätere Zusammenstellung, der wir hier folgen, stammt von Böning.[3] Böning unterscheidet zwei Hauptgruppen der Übertragungsweise, die Kontaktübertragung und die Wundübertragung. Bei der Kontaktübertragung sind die übertragenden Insekten selbst keine Pflanzenschädlinge, die Krankheitserreger bleiben nur äußerlich an ihrem Körper haften und werden am neuen Wirt zufällig oder auf Grund der Lebensweise des Insekts abgestreift. Es liegt also eine einfache „Verschleppung" der Krankheitskeime vor. Bei der Wundübertragung sind die Überträger selbst Pflanzenschädlinge und verursachen mit der Verwundung zugleich die Infektion der Pflanze.

Kontaktübertragung geschieht häufig durch Blütenbesucher, wie Bienen, Schmetterlinge, Fliegen usw. Hierher gehören unter anderen die Übertragung der Monilia an Zweigen, des Mutterkornpilzes und der Bakterien des Zweig- und Blütenbrandes *(fire blight)*. Eine besondere Rolle spielt die Insektenübertragung bei den heterothallischen Rostpilzen, wo die Vermischung der Sporen in den Pykniden, deren biologische Bedeutung bis vor kurzem unbekannt war, durch Insekten, namentlich Fliegen und Blasenfüße, erfolgt. Craigie[4] hat bei seinen Untersuchungen über die Sexualität der Rostpilze experimentell an *Puccinia helianthi* nachgewiesen, daß Fliegen den Nektar einzelner monosporidialer Pusteln mischen und so den Übergang von haploidem Myzel zu diploidem und die Äzidienbildung veranlassen. Im übrigen geschieht die Kontaktüber-

[1] Über Probleme des Parasitismus an Tieren und insbesondere der Krankheitsübertragung vgl. die kurze Übersicht: Herms, W. B., Insect parasitology. Journ. econ. ent. **25**, 1932, 222—231.

[2] Rand, F. V., and Pierce, W. D., A coordination of our knowledge of insect transmission in plant and animal diseases. Phytopathology **10**, 1920, 189—231; Rand, F. V., et al., Insects as disseminators of plant diseases. Phytopathology **12**, 1922, 225—240.

[3] Böning, K., Insekten als Überträger von Pflanzenkrankheiten. Zeitschr. angew. Entomol. **15**, 1929, 181—206 (mit ausführlichem Literaturverz.).

[4] Craigie, J. H., An experimental investigation of sex in the rust fungi. Phytopathology **21**, 1931, 1001—1040.

tragung durch die verschiedenartigsten Insekten, z. B. auch durch Käfer und Ameisen.

Bei der Wundübertragung lassen sich wieder zwei Fälle unterscheiden: die adhärente Wundübertragung, die der Kontaktübertragung oder einfachen Verschleppung noch insofern nahesteht, als die Insekten Mundteile und Körper mehr zufällig mit den Krankheitskeimen beschmutzen und diese dann durch die Verwundung beim Fraße übertragen, und die exkretorische Übertragung, wobei die Keime bei der Nahrungsaufnahme in den Körper des Insektes aufgenommen und durch den Fraßakt oder mit dem Kot wieder in die Wunde ausgeschieden werden. Auf die erstgenannte Weise werden viele Bakteriosen durch fressende und saugende Insekten (z. B. auch Blattläuse) übertragen, ebenso viele Pilzkrankheiten, von denen besonders die durch Wanzen übertragene Kapselfäule der Baumwolle *(Nematospora Coryli, internal boll disease)*, die Nowell[1]) als Stigmatomykose bezeichnet, und eine auf demselben Pilz beruhende Krankheit der Kaffeekirschen (Wallace[2])), bei welcher diese taub sind oder nur schwarze, zusammengeschrumpfte Samen enthalten, von Interesse sind. Auch die Übertragung von *Graphium ulmi* beim Ernährungsfraß der Ulmensplintkäfer gehört hierher. Bei manchen Fliegen *(Anthomyiden)* beruht die Übertragung auf einer besonderen Kategorie von Symbiosen, die Buchner[3]) als den *Phorbia*-Typ bezeichnet. Das Bakterium wird hier von einem tierischen Partner verwendet, um ein pflanzliches Substrat weitgehend zu zersetzen und damit als Nahrungsquelle zugänglich zu machen. Der typische Fall ist die Ansteckung von Kartoffelknollen mit dem Erreger der Schwarzbeinigkeit durch *Phorbia fuscipes*; die Eier nehmen die Bakterien bei der Ablage durch ihre schleimige Oberfläche mit und die ausschlüpfende Larve kriecht erst auf der Eischale umher, wobei sie sich mit den Bakterien beschmiert, die dann beim Angreifen des Kartoffelgewebes diesem eingeimpft werden. Eine ähnliche Symbiose ist die bekannte Symbiose der pilzzüchtenden Borkenkäfer. Die Pilze sind im vordersten Teil des Mitteldarms der überwinternden Weibchen enthalten und werden wahrscheinlich durch Erbrechen auf die Fraßstelle entleert.

Die exkretorische Übertragung ist am eingehendsten bei den Viruskrankheiten untersucht worden. In seiner neuesten Veröffentlichung darüber, die auch die einschlägige Literatur enthält, gibt Elze[4]) eine Einteilung der Virosen nach der Übertragungsart:

1. Virosen, die, soweit bekannt, nicht durch Insekten übertragen werden, z. B. *peach yellows, sandal spike.*

2. Virosen, die durch verschiedene Insekten übertragen werden und nicht an einzelne angepaßt sind (z. B. Gurkenmosaik).

3. Virosen, die an besondere Insekten angepaßt sind:

A. Virosen, die außerdem noch mechanisch durch andere Insekten übertragen werden (z. B. Blattrollkrankheit der Kartoffel, *spinach blight*).

---

[1]) Nowell, W., Diseases of crop plants in the Lesser Antilles. London 1923.

[2]) Wallace, G. B., A coffee bean disease. Trop. Agriculture 8, 1931, 14—17.

[3]) Buchner, P., Tier und Pflanze in Symbiose. 2. Aufl. Berlin 1930.

[4]) Elze, D. L., The relation between insect and virus as shown in potato leaf roll, and a classification of viroses based on this relation. Phytopathology 21, 1931, 675—686.

B. Virosen, die nur durch das Insekt, an das die Krankheit speziell angepaßt ist, übertragen werden,

a) mit kurzer Inkubation des Virus im Insekt (z. B. *curly top* der Rüben, Streifenkrankheit des Maises),

b) mit 10—14tägiger Inkubation (z. B. *aster yellows*).

Die Übertragung der Virosen mit Speichelsekret nach vorangegangener Inkubationszeit stimmt mit der Übertragung der erwähnten menschlichen und Tierkrankheiten am meisten überein; es ist aber nicht bekannt, ob das Virus im Insekt irgendeine Entwicklung durchmacht. Eine vollständige Übereinstimmung besteht bei den Flagellosen der Euphorbien, praktisch bedeutungslosen Pflanzenkrankheiten. Der Erreger, *Leptomonas davidi*, lebt in den Milchsaftröhren und wird von Hemipteren mit der Nahrung in den Darm aufgenommen, wo eine Konjugation mit nachfolgender Schizogonie stattfindet; die Schizonten wandern dann in die Speicheldrüsen und werden mit dem Speichelsaft wieder in die Milchsaftgefäße entleert.

Die übertragenden Insekten sind bei den Virosen nach einer Übersicht von K. M. Smith[1]) nur in zwei oder drei Fällen beißende Insekten (Chrysomeliden, Heuschrecken), im übrigen saugende, und zwar Thysanopteren in 1, Tingitiden in 1, Capsiden in 3, Jassiden und Fulgoriden in 7, Cocciden in 2—3, Aleurodiden in 1, Aphiden in 27 Fällen. Das wichtigste dieser Insekten ist *Myzus persicae Sulz.* mit 24 übertragenen Virusarten.

Die Bedeutung der Samen als Krankheitsüberträger ist ebenfalls sehr erheblich. Nach Orton[2]) sind rund 200 Krankheiten bekannt, die durch Samen übertragen werden, insbesondere bei Weizen, Gerste, Hafer und Bohnen. Daher sind auch vielfach wichtige Krankheiten durch Saatbezug in andere Länder eingeschleppt worden, woraus die Bedeutung der Samenbeizung hervorgeht. Die praktische Bedeutung dieser Verbreitung von Krankheiten durch Handel und Verkehr hat Stakman[3]) in äußerst anschaulicher und eindrucksvoller Weise geschildert und dabei geschichtliche Angaben über die wichtigsten so verschleppten Krankheiten zusammengestellt.

2. Der Infektionsvorgang. Die Infektion ist das zweite und entscheidende Stadium der Pathogenese und bedeutet den eigentlichen Beginn der Krankheit. Sie ist von der Übertragung dadurch unterschieden, daß Erreger und Träger nicht nur in Kontakt kommen, sondern in Wechselwirkung treten — eine Übertragung allein kann auch ohne Erfolg sein, wie bei den sogenannten Bazillenträgern —, während das nächste folgende Stadium, die Inkubation, die Fortsetzung der begonnenen Wechselwirkung bedeutet. Nach Fischer und Gäumann[4]) (S. 262) umfaßt die Infektion bzw. der Infektionsvorgang die einleitenden Vorgänge, die von der Keimung des Parasiten weg zur Besiedlung

[1]) Smith, K. M., Virus diseases of plants and their relationship with insect vectors. Biol. Reviews 6, 1931, 302—344 (nach R. a. E. 19, 1931, 583).

[2]) Orton, C. R., Seeds as carriers of disease. Journ. N. Y. Bot. Gard. 27, 1926, 54—63 (nach Ref. R. a. M. 5, 1926, 620).

[3]) Stakman, E. C., Die Bedeutung eines Pflanzenschutzgesetzes für die europäischen Länder. Mitt. der D. L. G. 46, 1931, 515—518, 540—542.

[4]) Fischer, E., und Gäumann, E., Biologie der pflanzenbewohnenden parasitischen Pilze. Jena 1929.

des Wirtes führen; Infektionszeit ist dann die Zeitspanne, die der Parasit von seiner Keimung an gerechnet braucht, um mit seinem Wirt in ein stabiles parasitisches Verhältnis zu treten.

Infektion (von *inficere* = anstecken) als Vorgang ist also insofern von der Übertragung unterschieden, als es sich nicht um Übertragung des Pathogens an sich, sondern um Übertragung mit dem Erfolg der Krankheit handelt; ebenso bedeutet Infektion als Tatsache die durch die Übertragung erreichte Erkrankung (z. B. Infektionskrankheiten). Klebahn formuliert das in seinen „Methoden der Pilzinfektion"[1]) so: „Das Verfahren bei den Infektionsversuchen besteht in allen Fällen darin, daß man die zur Infektion geeigneten Keime — im allgemeinen wird es sich dabei um Sporen, in besonderen Fällen auch um lebendes oder ruhendes Myzel handeln — auf die zur Infektion geeigneten Organe des zu infizierenden Organismus, unter Umständen auch in diese hinein, bringt und dann, wenn es nötig ist, diejenigen äußeren Umstände herstellt, welche das Keimen der Sporen oder die Weiterentwicklung des Myzels ermöglichen." Daher wird auch das Infizieren beim Versuch vielfach als Impfen bezeichnet. Strenggenommen gehört aber die Keimung einer Spore am Übertragungsort noch nicht zur Infektion, denn, wie Klebahn selbst (S. 524) anführt, können z. B. Pilze auf Laub auskeimen, aber keine Infektion hervorrufen, weil dieses nicht das geeignete Altersstadium erreicht hat. Der Ausdruck Beimpfung (Inokulation) steht also an der Grenze zwischen Übertragung und Infektion, weil er die Übertragung zum Zwecke der Infektion bedeutet. Das Wesentliche der Infektion ist, daß sie die pathogene Einwirkung und Reaktion einleitet und daß der Erreger dabei — im Gegensatz zur Intoxikation — an Quantität zunimmt.

Bei den Pilzen unterscheiden Fischer und Gäumann die Einleitung des Infektionsvorganges 1. durch einfache Berührung (in Analogie der Raumparasiten), 2. durch offene Verbindung (keine praktisch wichtigen Fälle) und 3. durch Eindringen des Parasiten in den Wirt, das entweder durch die Spaltöffnungen oder durch selbstgeschaffene Öffnungen vor sich geht. Der letztere Fall bietet dadurch besonderes Interesse, daß er sowohl die Reizwirkung des Parasiten als auch die Reizreaktion der Pflanze deutlich zeigt. Mit dem gleichen Ausdruck Infektion werden aber auch in übertragener Bedeutung einzelne aus Infektionen hervorgegangene Krankheitsherde bezeichnet. Als Subinfektionen bezeichnet daher Gäumann[2]) „sehr schwache, lokale Erkrankungen, bei welchen die Wirtsgewebe auf kleinen Strecken vom Pilze durchzogen werden, ihn jedoch nicht soweit aufkommen lassen, daß er Konidienträger bilden könnte". Es handelt sich also hier um ein Phänomen der Resistenz (s. d.). Ebenso unterscheidet Zimmermann[3]) bei den Erysipheen normale oder Vollinfektion und Subinfektion; bei letzterer „bilden sich auf weniger empfänglichen Arten nur kleine, bald absterbende Myzelien, an denen höchstens einige Konidienträger auftreten".

---

[1]) Klebahn, H., Methoden der Pilzinfektion. In: Abderhalden, Handb. d. biol. Arbeitsmethoden Abt. XI, Teil 1, Berlin u. Wien 1924, 515—688.

[2]) Gäumann, E., Über die Spezialisierung des falschen Mehltaus (*Peronospora brassicae* Gm.) auf dem Kohl und seinen Verwandten. Landw. Jahrb. d. Schweiz **40**, 1926, 462—468.

[3]) Zimmermann, E., Sammelreferate über die Beziehungen zwischen Parasit und Wirtspflanze. Zentralbl. Bakt. (2) **63**, 1924 (S. 113).

3. Die Inkubationszeit. Die Inkubationszeit oder das latente Stadium der Krankheit ist der erste Krankheitsverlauf nach erfolgter Infektion bis zum Auftreten äußerlich sichtbarer Krankheitserscheinungen. Bei Pilzinfektionen ist es hauptsächlich das Wachstum des Myzels bis zum Erscheinen der Fruktifikation an der Oberfläche (Konidienrasen, Pustel- und Fleckenbildung); man wird aber z. B. die bei verlängerter Latenz der *Peronospora* entstehenden Ölflecken schon als Ausbruch der Krankheit bezeichnen müssen. Bei Erysipheen muß dementsprechend das Sichtbarwerden der Oidiumrasen das Ende der Inkubationszeit bedeuten. Eine besondere praktische Bedeutung hat die Inkubationszeit bei der Rebenperonospora, weil man aus der Wetterlage die Infektionszeit erschließen und die Dauer der Inkubation errechnen kann, so daß die — nur prophylaktisch gegen weitere Infektionen wirksame — Bespritzung vor der Entstehung neuer Konidien vorgenommen werden kann. Auf dieser Grundlage hat K. Müller[1]) (S. 53ff.) seine Inkubationskalender aufgestellt, die für unser Klima das Erscheinen der ersten Anzeichen der *Peronospora* unter Berücksichtigung der Wetterlage voraussagen lassen. Ähnlich ist auch bei *Phytophthora infestans* von Van Everdingen die Faktorenkombination festgestellt worden, bei welcher die Infektion zustande kommt und der nach meist zwölftägiger Inkubationszeit der Ausbruch der Krankheit folgt[2]).

4. Ausbruch und Verlauf der Krankheit. Der Ausbruch der Krankheit ist durch das Auftreten der ersten sichtbaren Erscheinungen an der Pflanze bezeichnet; also sowohl durch Verfärbung, Welken, Fleckenbildungen, Läsionen usw. wie durch die Myzel- und Fruktifikationsorgane der Pilze.

Im weiteren Verlauf spielen sich dann die übrigen Krankheitserscheinungen, sekundäre Erscheinungen und Folgewirkungen ab, bis sie zum Stillstand kommen, wie z. B. partielle Nekrosen, oder den Tod des betreffenden Organs oder der ganzen Pflanze durch Vertrocknen oder hinzukommende Fäulnis nach sich ziehen. Beispiele eines stufenweisen Krankheitsverlaufes mit einer Reihenfolge verschiedener Symptome bieten insbesondere die Wurzel- und die Gefäßkrankheiten.

Krankheitsbild und -verlauf stehen meist in enger Beziehung zur Wirkungsweise der Parasiten, die Marchal[3]) bei den Pilzen folgendermaßen schildert: „Die Eigenschaft, die die Parasiten von den Saprophyten unterscheidet, ist die Fähigkeit, lebende Gewebe anzugreifen, die Virulenz. Diese Fähigkeit beruht darauf, daß gewisse Organismen Substanzen ausscheiden, die die Abwehrmittel der lebenden Pflanze überwinden. Wahrscheinlich sind es zwei Arten von Substanzen, die zur Zeit allerdings noch wenig bekannt sind. Auf den einen beruht die Eindringungsfähigkeit des Parasiten in den Wirt, indem sie die schützenden Membranen auflösen (Hydrolyse) und schließlich die inneren Gewebe durchwachsen: es sind lösende Enzyme der Zellulose (Cytasen) oder der verholzten

[1]) Müller, K., Rebschädlinge und ihre neuzeitliche Bekämpfung. 2. Aufl. Karlsruhe i. B. 1922.

[2]) Vgl. Köhler, E., Neue Wege in der Phytophthora-Bekämpfung? Nachr.-Blatt D. Pflanzenschutzdienst 7, 1927, 37.

[3]) Marchal, E., Éléments de pathologie végétale appliquée à l'agriculture et à la sylviculture. Gembloux, Paris 1925.

Membranen (Hadromasen). Die anderen, die man mehr mit den Toxinen der pathogenen Bakterien vergleichen kann, sind Gifte, die sich in den Wirtsgeweben, selbst auf gewisse Entfernung von ihrem Entstehungsort, ausbreiten, die Zellen plasmolysieren und die Chloroplasten desorganisieren, wobei sie Verfärbungen und Flecke hervorrufen, durch welche die Wirkung des Parasiten auf den Organen der Pflanze am häufigsten in Erscheinung tritt."

Lundegårdh[1]) hat darauf hingewiesen, daß nichtparasitäre Krankheiten unter dem Gesichtspunkt des Stoffwechsels viele Berührungspunkte in ihrem Verlauf mit den parasitären Krankheiten aufweisen. Er definiert die Krankheit als ein mangelndes Gleichgewicht des Stoffwechsels, wobei die Ursache ein Parasit, ein Gift oder Überschuß bzw. Mangel eines Faktors, der normalerweise das Leben des Protoplasmas unterhält, sein kann. So stören viele parasitische Pilze, wie *Fusarium*- und *Mucor*-Arten nicht eine spezielle Funktion, sondern verlangsamen das Wachstum allgemein und wirken daher ähnlich wie ökologische Faktoren im Mangel oder Überschuß; Rostpilze zerstören den Chlorophyllapparat und verursachen eine Kohlehydraterschöpfung ähnlich wie Kohlensäure im Minimum oder Dörrfleckenkrankheit usw.

Eine vom Vorstehenden abweichende Einteilung der Stadien der Pathogenese hat Whetzel[2]) entwickelt, wobei er folgende Stadien unterscheidet.

1. *Inokulation*, umfaßt die Übertragung des Impfstoffes *(inoculum)* auf das Infektionsfeld.

2. *Inkubation*, beginnt mit der Deponierung des Inokulums auf dem Infektionsfeld und endigt mit der ersten Reaktion des Trägers auf die Wirkungen des Pathogens. Dazu gehören Keimung, Wachstum und Entwicklung des Inokulums und selbst Eindringen des Pathogens in den Träger.

3. *Infektion*, derjenige Teil der Pathogenese, während dessen der Träger Reaktionen auf die Einwirkung des Pathogens äußert. Die Krankheitszustände entwickeln sich, die Symptome erscheinen. Das Infektionsstadium beginnt mit der ersten Reaktion der Pflanze auf den erregenden Organismus und endigt mit der letzten.

Im wesentlichen umfaßt also hier das Inkubationsstadium die sonst als Infektion bezeichneten Vorgänge und das Infektionsstadium den Ausbruch und Verlauf der Krankheit. Unter *„latent period"* versteht Whetzel dann die Zeitspanne zwischen Inokulation und den ersten sichtbaren Anzeichen der Krankheit, also *incubation* einschließlich der frühen Stadien der *infection*. Wenn auch zuzugeben ist, daß die Abgrenzung dieser ineinander übergehenden und nicht stets gleichartig verlaufenden Vorgänge stets etwas Gewaltsames hat, so widerspricht doch die Anwendung der Begriffe Inkubation und Infektion bei Whetzel ihrer ganzen geschichtlichen Entwicklung in der medizinischen Pathologie und dem herrschenden Sprachgebrauch, so daß sie wenigstens auf deutsche Verhältnisse nicht übertragbar ist. Ob sie in Amerika Anhänger findet, muß abgewartet werden.

[1]) Lundegårdh, H. G., Environment and non-parasitic disease. 5. intern. bot. congr. Cambridge 1930, 348—349.

[2]) Whetzel, H. H., The terminology of phytopathology. Proc. Intern. Congr. Plant Sci. Ithaca 2, 1929, 1204—1215.

Einteilung der Krankheiten

Nicht nur die große Zahl der Ursachen und Erreger bedingt zahlreiche und wechselnde Krankheitsbilder, sondern auch die Verschiedenartigkeit der Pflanzen, selbst wenn man nur die Nutzpflanzen berücksichtigt. Auch verläuft die Reaktion auf die Einwirkung gleicher oder ähnlicher Ursachen und Krankheitserreger bei den Pflanzen oft in verschiedener Weise, indem z. B. Pilze und Bakterien teils begrenzte Fleckenbildungen, teils ausgedehnte Fäulen veranlassen oder Befall durch saugende Insekten teils Verkümmerung der Gewebe, teils Gallenbildung zur Folge haben kann Die Klassifizierung aller dieser Krankheitsbilder ist seit langem nach den verschiedensten Gesichtspunkten durchgeführt worden und hängt natürlich auch von dem damit verfolgten Zweck ab; ein wissenschaftliches System der Einteilung ist bisher erst in den Anfängen vorhanden.

Im Laufe der bisherigen Erforschung der Pflanzenkrankheiten ist wohl jedes irgendmögliche Einteilungsprinzip versucht worden. Die erste systematische Einteilung stammt anscheinend von J. J. Plenck (1794, zit. nach Hallier, S. VI).[1]) Sie legt die Krankheitserscheinungen zugrunde und ist noch ganz aus den medizinischen Anschauungen ihrer Zeit übertragen. Es mag daher von Interesse sein, sie hier kurz wiederzugeben. Sie unterscheidet I. *Laesiones externae*, II. *Profluvia*, III. *Debilitates*, IV. *Cachexiae*, V. *Putrefactiones*, VI. *Excrescentiae*, VII. *Monstrositates*, VIII. *Sterilitates*. Eine ähnliche, wenn auch nicht systematisch durchgeführte Einteilung findet sich auch noch bei Willdenow[2]).

Später hat Wiegmann[3]) eine Einteilung nach den physiologischen Funktionen der Pflanze versucht und Krankheiten

A. des Ernährungssystems
B. des Respirationssystems
C. des Fortpflanzungssystems

unterschieden. Schon Hallier bemerkt hierzu, daß diese Einteilung dem damaligen Stande der Botanik entspricht, aber von Jahr zu Jahr unbrauchbarer wird, weil sich die Lebensprozesse der Pflanzen nicht so scharf wie die des Tieres auf bestimmte spezialisierte Organe beziehen lassen. Andere gebräuchliche Einteilungen waren nach Hallier die Unterscheidung allgemeiner und örtlicher, sthenischer und asthenischer Erkrankungen usw. Noch Meyen[4]) teilt in innere und äußere Krankheiten ein, wobei die Zuordnung der einzelnen Krankheiten heute ganz willkürlich erscheint und auch in ihrer Reihenfolge kein einheitliches Prinzip erkennbar ist. Seine Darstellung beruht auf den Fortschritten der Botanik, steht aber noch stark unter dem Einfluß der Medizin. Bei der Erörterung

[1]) Hallier, E., Phytopathologie. Leipzig 1868.
[2]) Willdenow, C. L., Grundriß der Kräuterkunde. 7. Aufl. Hrsg. von Link, H. F., Berlin 1831.
[3]) Wiegmann, A. F., Die Krankheiten und krankhaften Mißbildungen der Gewächse, Braunschweig 1839; S. 57.
[4]) Meyen, F. J. F., Pflanzen-Pathologie. Lehre von dem kranken Leben und Bilden der Pflanzen. Berlin 1841.

der Verletzungen hebt Meyen (S. 4) hervor, daß die „sekundären krankhaften Zustände" in engstem Zusammenhang mit der Natur der Verletzung stehen und die Verletzungen daher nach den veranlassenden Ursachen aufzuführen sind. Hiermit wird das heute noch allgemein benützte ätiologische Prinzip für die Einteilung aufgestellt. 1859 hat dann Julius Kühn[1]), auf der genaueren Erforschung der phytopathogenen Pilze fußend, in seinem schon von den Zeitgenossen als bahnbrechend anerkannten Werk die seither übliche Einteilung eingeführt und Ungünstige klimatische und Bodenverhältnisse. Tierische Einflüsse und Pflanzenparasiten als Ursachen der Krankheiten unterschieden. Die Unterteilung ist noch nicht folgerichtig durchgeführt und weist meist eine einfache Aneinanderreihung von Krankheiten auf. Besonders bemerkenswert ist aber, daß schon Kühn eine Einteilung der Krankheitsvorgänge vornimmt, die sich nicht mehr an die Medizin anlehnt, sondern unmittelbar von den Krankheitsprozessen der Pflanzen ausgeht. Er unterscheidet Verkümmern, Entfärben und Vertrocknen; Abnorme Veränderungen und Vermehrung der Zellbildung; Unmittelbare Zerstörung eines Pflanzenteiles; Veränderung des Zellinhaltes.

Nicht lange nach Kühns Werk erschien die Phytopathologie von E. Hallier (Leipzig 1868), ebenfalls mit dem Untertitel: Die Krankheiten der Kulturgewächse. Hier finden wir folgerichtig zwei Hauptteile, „Krankheiten, entspringend aus dem Verhältnis der Pflanze zur anorganischen Natur" und „Krankheiten, entspringend aus dem Verhältnis der Pflanzen zu den Organismen". Der erstere enthält zwei Abschnitte: „Durch atmosphärische Einflüsse bedingte Krankheiten" und „Durch den Boden vermittelte Krankheiten" und bei den letzteren die ganze Teratologie untergebracht als „Durch Bodeneinflüsse bedingte Formänderungen der Pflanzen". Der zweite Hauptteil zerfällt in: „Krankheiten, hervorgerufen durch den Einfluß der Pflanzen" (Unkräuter, Epiphyten, pflanzliche Parasiten), und „Krankheiten, hervorgerufen durch den Einfluß der Tiere" (äußere Verletzungen; tierische Parasiten und Gallenbildungen). Unlogischerweise bilden den letzten Abschnitt dieses Teiles infolge Verwechslung von Ursache und Vermittler der Ursache „Krankheiten, hervorgerufen durch den Einfluß des Menschen" (falsche Akklimatisationsversuche und falsche Behandlung der Pflanzen).

So hat denn auch Sorauer in der ersten Auflage dieses Handbuches (1874) diese Einteilung übernommen und die parasitären Krankheiten konsequent nach dem System der Pilze angeordnet. Allerdings hat er die durch Tiere verursachten Krankheiten (mit einer Ausnahme) und Beschädigungen ursprünglich nicht aufgenommen; die Gallen sind unter die Verwundungen eingereiht. Gegen die ätiologische Einteilung hat er nur das Bedenken, daß sie einen beschränkten Wert habe, weil nur selten eine isolierte Krankheitsursache vorhanden sei und sich in der Mehrzahl der Fälle eine Anzahl ungünstiger Vegetationsbedingungen zu einem Gesamteffekt kombiniere. Er unterscheidet also noch nicht scharf zwischen Ursache und Bedingung der Erkrankung.

---

[1]) Kühn, J., Die Krankheiten der Kulturgewächse, ihre Ursachen und ihre Verhütung. Berlin 1859.

Mit dem Handbuch von Frank[1]), der die kausale Einteilung ausdrücklich als die einzig mögliche bezeichnet, sind dann endgültig — wie später von Sorauer — auch die „tierparasitären Krankheiten" aufgenommen und in systematischer Reihenfolge aufgeteilt. Die Mißbildungen sind in einem Abschnitt „Krankheiten ohne nachweisbare äußere Ursache" eingereiht, dessen Hauptinhalt sie bilden.

Später ist dann zu dieser Einteilung nur noch eine neue Gruppe hinzugekommen, die Viruskrankheiten, die Sorauer (3. Aufl. 1909) enzymatische Krankheiten genannt hat (s. auch Klebahn[2])). Wenn auch diese Einteilung bei den nichtparasitären Krankheiten noch in verschiedener Weise ausgebaut und abgeändert wurde, so ist doch kein Zweifel, daß sie kein wissenschaftliches System der Krankheiten darstellt, sondern nur dem praktischen Bedürfnis der getrennt laufenden Forschungsrichtungen entspricht.

Eine sachliche Weiterbildung der ätiologischen Einteilung, deren Möglichkeit bisher nicht beachtet wurde und die sie mit der ökologischen Forschungsrichtung in Einklang bringt, hat erst Münch[3]) durchgeführt. Er geht davon aus, daß die Einteilung der Parasiten von De Bary zugleich eine Einteilung der Pflanzenkrankheiten bedeute, und erweitert sie entsprechend dem gegenwärtigen Stand der Kenntnis des Parasitismus. Wir haben das Schema oben (S. 111) wiedergegeben und können hier darauf verweisen. Es beschränkt sich allerdings auf die durch pflanzliche Organismen hervorgerufenen Krankheiten, faßt diese aber in natürliche und pathogenetisch einheitliche Gruppen zusammen und bedeutet damit einen wesentlichen Fortschritt insbesondere als Grundlage der ökologischen Krankheitsforschung.

Eine Durchbrechung des im ganzen angewandten kausalen Prinzips durch physiologische Gesichtspunkte findet sich dann bei Küster[4]), der folgende elf Gruppen unterscheidet: Unterernährung; Überernährung; Wasserüberschuß; Etiolement; Wirkung extremer Temperaturen; Lichttod; Intoxikationen, giftige Stoffwechselprodukte; Wirkungen der Polarität; Traumata; Infektionskrankheiten; Terata.

Rein praktischen Zwecken dient die Einteilung nach befallenen oder geschädigten Organen, die z. B. in Kirchners Bestimmungsbuch[5]) durchgeführt ist. Sie ergibt aber nur einige wenige einheitliche Krankheitsgruppen, da die Organe der Pflanze histologisch und funktionell nicht so weitgehend spezialisiert sind, daß ihnen auch besondere Krankheiten in genügendem Umfang entsprächen. Ebenso läßt sich auch mit der Gruppierung nach bestimmten Alters- und Entwicklungsstadien, wie z. B. Keimpflanzen und ähnlichen Versuchen immer nur ein Teil gleichartiger Krankheiten zusammenfassen.

---

[1]) Frank, A. B., Die Krankheiten der Pflanzen. Breslau 1880; 2. Aufl. 1895.

[2]) Klebahn, H., Grundzüge der allgemeinen Phytopathologie. Berlin 1912.

[3]) Münch, E., Über einige Grundbegriffe der Phytopathologie. Zeitschr. f. Pflanzenkrankht. 39, 1929, 276—286.

[4]) Küster, E., Lehrbuch der Botanik für Mediziner. 1920.

[5]) Kirchner, O., Die Krankheiten und Beschädigungen unserer landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. 1. Aufl. Stuttgart 1890.

Als neue Grundlage für die Einteilung hatten Appel und Westerdijk[1]), die auch einige andere Einteilungsversuche anführen, das Krankheitsbild verwendet, wobei zahlreiche und gut abgegrenzte natürliche Gruppen zusammenkommen, die insbesondere den Bedürfnissen des Unterrichtes entsprechen. Sie beschränken sich aber auf die Pilzkrankheiten und geben damit nur eine Unterteilung für einen Teil des bisherigen Systems. Es werden folgende Haupt- und Untergruppen unterschieden, die sich in der ersten Gruppe ganz auf Organe der Pflanze beziehen:

1. Fäulen:
   a) Samenfäulen,
   b) Keimpflanzenfäulen,
   c) Wurzelfäulen,
   d) Knollen-, Zwiebel- und Rhizomfäulen,
   e) Stengelgrundfäulen,
   f) Allgemeine Sproßfäulen,
   g) Knospen- und Blütenfäulen,
   h) Fruchtfäulen,
   i) Holzfäulen,
   k) Rindenfäulen,
   l) Dürren.
2. Flecke:
   a) Trockenflecke,
   b) Brenner,
   c) Rindenbrand (einschl. Krebs),
   d) Wurzel- und Knollenflecke.
3. Pilzauflagerungen:
   a) Mehltau,
   b) Schwärzen,
   c) Rußtau,
   d) Massenüberzüge.
4. Neubildungen:
   a) Hexenbesen,
   b) Gallen,
   c) Blüten- und Fruchtumbildungen.
5. Gefäßkrankheiten.

Geht man grundsätzlich vom Krankheitsbild aus, so läßt sich die Einteilung auf sämtliche Krankheiten ausdehnen und kann auch die weitere Gliederung demselben Prinzip folgen[2]). Die ausführliche Darstellung (S. 90) zeigt, daß sich so eine recht brauchbare Übersicht zur ersten Einführung in die Kenntnis der Pflanzenkrankheiten ergibt, die aber, wie es in der Natur des Krankheitsbildes liegt, nicht als wissenschaftliches System der Krankheiten selbst gelten kann.

Erst die Klassifikation von H. H. Whetzel (1925) nach den zellularpathologischen Vorgängen, also nach dem eigentlichen Wesen der Krankheiten ohne Rücksicht auf sekundäre und akzessorische Gesichtspunkte, wie sie in den Symptomen und Ursachen gegeben sind, kann den Anspruch einer sachlich-wissenschaftlichen Gruppierung erheben. Es ergeben sich, wie oben (S. 117) schon näher ausgeführt, als Grundlage des Systems folgende einfachen Gruppen, auf welche die gesamte Einteilung aufzubauen sein wird:

I. Nekrosen
II. Bildungsabweichungen
   a) Hypoplasien
   b) Hypertrophien.

[1]) Appel, O., und Westerdijk, J., Die Gruppierung der durch Pilze hervorgerufenen Pflanzenkrankheiten. Zeitschr. Pflanzenkrankht. **29**, 1919, 176—186.

[2]) Vgl. Morstatt, H., Die wissenschaftlichen Grundlagen der Pflanzenpathologie. Angew. Bot. **4**, 1922, 16—32; Einführung in die Pflanzenpathologie. Berlin 1923.

Wie Whetzel hervorhebt, kommen dadurch diejenigen Krankheiten zusammen, welche gemeinsamen pathologischen Charakter aufweisen. Es entsteht eine natürliche Anordnung der großen Menge von Pflanzenkrankheiten ohne dem Einteilungsprinzip widersprechende Zusätze, und die Aufmerksamkeit wird auf das Hauptziel der Pflanzenpathologie, das Studium der kranken Pflanze, gelenkt.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß sich ein Fortschritt gegenüber der bisherigen, rein ätiologischen Einteilung der Pflanzenkrankheiten anbahnt. Die erwähnte Übersicht der Symptome umfaßt alle Krankheitserscheinungen an Stelle der früher gelegentlich gegebenen ungeordneten Aufzählung von isolierten Symptomen und kann als erste Einführung in das Krankheitsbild dienen. Münch hat dann als Weiterführung der Einteilung der Parasiten zugleich eine wertvolle Aufteilung der Gruppe der pflanzlichen Parasiten im ätiologischen System geschaffen, die dieses für vergleichende ökologische Forschung brauchbar macht und nur der Ausarbeitung im einzelnen bedarf. In der Klassifikation von Whetzel, deren ausführliche Darstellung zu erwarten steht, ist dann zum ersten Male eine wissenschaftliche Einteilung der Pflanzenkrankheiten erreicht worden.

II. Die Bedingtheit der Erkrankung

Nie und nimmer führt das noch so genaue Studium der verschiedenen Schädlinge, die bei derartigen Erkrankungen sich einstellen, zu einer auch nur einigermaßen befriedigenden Klärung der Frage nach den eigentlichen Ursachen und nach den hieraus sich für die Zukunft ergebenden Abwehr- und Vorbeugungsmöglichkeiten, sondern erst die Zusammenfassung und richtige Beurteilung aller Faktoren, die dabei im Spiele sind, kann die Lösung bringen. L. Hiltner, 1918.

1. Pflanze und Umwelt

Allgemeine Pflanzenökologie

Die Lehre von den Beziehungen der Organismen zu ihrer Umgebung nennt man Ökologie. Ökologische Abhängigkeit der Krankheiten ist demnach ihre Abhängigkeit von Umweltseinflüssen *(milieu)*, und wir können hier in diese gegenwärtig wichtigste Seite der allgemeinen Phytopathologie die Ökologie der Krankheiten, soweit sie die Pflanze als Träger der Krankheit betrachtet, und die Ökologie der Krankheitserreger zusammenfassen. Die ätiologische Richtung geht im allgemeinen vom Parasiten bzw. Erreger aus und behandelt das ökologische Verhalten der Pflanze nur im Anschluß an dasjenige des Erregers, während die ursprüngliche Prädispositionslehre vorwiegend das Verhalten der Pflanze unter den äußeren Einflüssen ins Auge faßte, wenn es auch noch nicht genügend von dem Wechsel im Verhalten der Parasiten unterschieden wurde. Eine „Krankheitslehre" muß aber beide wenigstens in gleichem Maße berücksichtigen. Die ökologischen Fragen gruppieren sich bei der Pflanze um die Begriffe der Konstitution und Disposition, der Anfälligkeit und Immunität, bei den pflanzlichen Erregern um Virulenz und Aggressivität. Die Ökologie der Insekten als Pflanzenschädlinge, die zunächst noch wenige Beziehungen zur entsprechen-

den Ökologie der Pflanze hat, ist Gegenstand der Erforschung des „Massenwechsels" der Insekten. Letzten Endes sind fast alle, d. h. alle durch äußere Einflüsse verursachten Pflanzenkrankheiten ein Problem der Ökologie, insofern sie durch die Beziehungen der Pflanze zur Umwelt zustande kommen. Wir haben aber absichtlich bisher die „typischen" Erscheinungen und Vorgänge der Krankheiten sowie ihrer Ursachen und Erreger, im besonderen der Parasiten außerhalb der speziell ökologischen Betrachtungsweise behandelt, um hier ihren Wechsel unter dem Einfluß der Umwelt gesondert zu behandeln und dadurch dem typischen Vorgang gegenüber hervorzuheben.

Die Einflüsse der Umwelt auf die Pflanze lassen sich zunächst auf zwei Gruppen von Faktoren, biotische und abiotische Faktoren, zurückführen. Die biotischen Faktoren, die Organismen, wirken der Einzelpflanze gegenüber und in Beziehung auf die Krankheit hauptsächlich in den Formen des Parasitismus und der Symbiose, die wir oben dargestellt haben. Die abiotischen Faktoren, von denen das Pflanzenwachstum abhängig ist und die seine Gestaltung beeinflussen, sind Klima und Boden. Der generellen Erforschung ihrer Wirkungen hat sich hauptsächlich die ökologische Pflanzengeographie gewidmet, die die Lebensbedingungen der Vegetationsformen und die Anpassungen ihrer Glieder an jene zum Gegenstand hat. Eine ausführliche Darstellung der Einzelfaktoren hat Lundegårdh in seinem Buche „Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben"[1]) gegeben. Klima und Boden und ihre Wirkungen auf die Einzelpflanze beschäftigen uns hier als Grundlage für das Verständnis unmittelbar pathogener oder eine Disposition für pathologische Vorgänge schaffender Einwirkungen dieser Faktoren auf die Kulturpflanzen. Wir werden daher nur die wichtigsten Faktoren und ihre physiologische Wirkung näher ins Auge fassen.

Die Pflanzengeographie zeigt in ihren „Lebensformen" die Anpassungen an die einzelnen Faktoren bzw. Faktorenkombinationen. Von der Entstehungsweise dieser Anpassungen interessiert uns hier nur die phänotypische Modifikation in ihrer nächstliegenden Wirkung, der Wirkung auf das Individuum. Unsere Frage ist nicht die, wie Anpassungen der Arten zustande kommen, sondern wie das Individuum auf die Einflüsse der Außenwelt reagiert. Die dadurch hervorgerufenen Modifikationen sind es, die das Verhalten der Pflanzen gegenüber den krankheitserregenden Einflüssen variabel gestalten. Denn die Individuen sind „unter dem Einfluß der Außenfaktoren der fluktuierenden Variabilität und funktionellen Anpassung, kurz allen Modifikationen unterworfen, die ihnen ihre ererbte Organisation gestattet" (Goldschmidt[2]) S. 69).

Während man sonst in der Regel (z. B. im Waldbau) unter dem Namen Standort nur die abiotischen Faktoren, Klima und Boden, zusammenfaßt, versteht Rübel[3]) unter Standort „die Gesamtheit der an einer geographisch bestimmten Örtlichkeit wirkenden Faktoren". Er unterscheidet (S. 33) folgende Gruppen von Faktoren:

[1]) 2. Aufl. Jena 1930.

[2]) Goldschmidt, R., Einführung in die Vererbungswissenschaft. 3. Aufl. Leipzig 1920.

[3]) Rübel, E., Pflanzengesellschaften der Erde. Bern-Berlin 1930.

1. Klimatische: Wärme, Licht, Feuchtigkeit, Wind,
2. edaphische: physikalische und chemische Eigenschaften des Bodens,
3. physiographische: Meereshöhe, Exposition, Neigung, Massenerhebung,
4. biotische: phytobiotischer Wettbewerb, Einwirkung der Tiere, sowohl der wilden, der Insekten, des Wildes usw., als der zahmen, das Weiden, und des Menschen, das Mähen, das Düngen, das Roden usw.

Die wichtigsten Faktoren unter den Standortseinflüssen sind diejenigen des Klimas, insbesondere in ihrer zeitweiligen Kombination als Witterung. Unter Klima versteht man nach Holdefleiß[1]) den mittleren Witterungsverlauf einer Gegend, berechnet aus einer möglichst großen Zahl von Jahren. Die Witterung wird dagegen bestimmt durch den Zustand der atmosphärischen Verhältnisse während eines kurzen Zeitraumes. Sie entsteht durch das zeitweilige Zusammenwirken von Temperaturen, Niederschlägen, Luftfeuchtigkeit, Sonnenscheindauer, Wind und Luftdruck. Die klimatologischen Daten eines Ortes sind daher feststehende Zahlen, die sich höchstens durch Klimaschwankungen ändern können. Dagegen sind die meteorologischen Daten, die den Witterungsverlauf eines Jahres bestimmen, stets größeren Schwankungen unterworfen.

Die gegenwärtige Pflanzenverteilung auf der Erde ist der Ausdruck des Klimas, das die Grenzen der Existenzmöglichkeit der Pflanzen bestimmt und innerhalb derselben die Florengebiete und die Areale der Arten abgrenzt. Schon hieraus geht hervor, daß das Klima der wichtigste Umweltsfaktor ist und der Boden erst in zweiter Linie eine Rolle spielt. Erst innerhalb der Florengebiete wirken Bodenunterschiede mit klimatischen Differenzen und anderen Faktoren zusammen, um die Formationen der Vegetation und die Pflanzenassoziationen zu bilden. Dabei bestimmt die Temperatur die Daseinsmöglichkeit der einzelnen Arten überhaupt, während ihre Verteilung auf bestimmte Standorte von der Feuchtigkeit abhängt. Kleinere Schwankungen der einzelnen Faktoren gewinnen dabei um so mehr an Bedeutung, je ungünstiger der Standort im ganzen ist. „Je mehr sich die Pflanze in ihrer geographischen Ausbreitung den extremen Grenzen ihres Gedeihens nähert, um so empfindlicher wird sie gegen die natürlichen Variationen des Klimas und des Bodens" (Lundegårdh). In analoger Weise zeigt sich die klimatische Abhängigkeit bei den Kulturpflanzen. Das Klima entscheidet über die Anbaumöglichkeit und bestimmt deren Grenzen; die Witterung entscheidet über Wachstum und Ertrag in den einzelnen Jahren.

Die Abhängigkeit des Pflanzenbaues von der Witterung findet ihren wichtigsten Ausdruck in den Schwankungen der Ernteerträge unter dem Einfluß der Jahreswitterung. Zugleich tritt hier, da die Einflüsse des Bodens sich gleichbleiben, die Wirkung der meteorologischen Faktoren am deutlichsten in Erscheinung. Die Ernteschwankungen stehen auch in allernächster Beziehung

[1]) Holdefleiß, P., Agrarmeteorologie. Die Abhängigkeiten der Ernteerträge von Wetter und Klima. Berlin 1930. Vgl. zum Folgenden auch: Holdefleiß, P., Über den Einfluß der Witterungsfaktoren auf die Ernteerträge. Kühn-Archiv **9**, 1925, 53—78. Kassner, C., Niederschläge und Ernteerträge. Mitt. der D. L. G. **44**, 1929, 630—631. Rimpau, W., Die Wirkung des Wetters auf die Zuckerrübenernten der Jahre 1891—1900. Landwirtschaftl. Jahrbüch. **31**, 1902, 472—487.

zu den Pflanzenkrankheiten, da nicht nur Pflanzenkrankheiten meist an ihnen beteiligt sind, sondern auch weil es sich um normale Variationen der Beeinflussung des Pflanzenwachstums handelt, die in den Extremen in Schädigungen übergehen. Sie wirken im letzteren Falle als unmittelbare Krankheitsursachen, während sie im allgemeinen teils direkt über die Pflanze wirken, in der sie die Disposition zur Erkrankung schaffen können, teils mittelbar über die Parasiten, für deren Tätigkeit sie die begünstigenden Umstände herstellen.

Die Abhängigkeit der Ernteerträge in Preußen von Niederschlägen und Temperatur hat Leß[1]) untersucht. Er zieht aus seinen Untersuchungen den Schluß, daß die Ernteerträge der Halmfrüchte und der Kartoffeln im größten Teile des preußischen Staates in sonst normalen Jahren mit der Vermehrung der Niederschläge während der Vegetationszeit anfangs zunehmen und später wieder abnehmen. Die höchsten Erträge entsprechen im allgemeinen ungefähr den Mittelwerten der Niederschlagshöhe, woraus gefolgert wird, daß sich die für unsere Ernährung wichtigsten Feldfrüchte dem Klima in hohem Maße angepaßt haben. Die Temperatur wirkt sich hauptsächlich durch ihren Einfluß auf die Verdunstung aus, deren Änderungen für die Erträge wesentlicher als die Wärme- und Lichtänderungen sind. Die Schwankungen der Sonnenstrahlung scheinen keine größere Bedeutung zu haben. Die Niederschläge spielen bei der Beeinflussung der Erträge, wie auch Gösele[2]) hervorhebt, durchweg die wichtigste Rolle, was um so naheliegender ist, als sich mit ihnen auch Temperatur und Besonnung ändern. Im einzelnen ergeben sich aus der besonderen Einstellung der Pflanzen zum Klima kritische Zeiten und Faktoren, die unter anderen Brouwer[3]) näher untersucht hat, wie z. B. Niederschläge während und nach der Blüte.

Beim Obst, das sich durch besonders große Schwankungen der Jahreserträge auszeichnet, spielt einerseits der Witterungsverlauf während der Blütezeit (anhaltender Regen, Spätfrost) eine wichtige Rolle, während andererseits Trockenheit des Vorjahres die Fruchtbarkeit fördert. Die periodisch wechselnde Fruchtbarkeit der Kernobstbäume erklärt sich nach Zielke[4]) zum Teil durch gegensätzliche Anforderungen an die Witterungsverhältnisse während der Anlage der Knospen im Vorjahr und während der Entwicklung der Früchte im Erntejahr.

Eine wesentlich andere Abhängigkeit der Erträge von der Jahreswitterung zeigt sich im Weinbau. Hier werden die höchsten Erträge erreicht, wenn die Temperatur in der Hauptwachstumszeit über dem langjährigen Mittel und

---

[1]) Leß, E., Über die Abhängigkeit der Ernteerträge in Preußen von Niederschlägen und Temperatur. Landwirtsch. Jahrb. **64**, 1926, 241—296.

[2]) Gösele, L., Untersuchungen über Beziehungen zwischen Witterung und Ernteertrag. Diss. Hohenheim. Landwirtsch. Jahrbüch. **68**, 1929, 253—317.

[3]) Brouwer, W., Die Beziehungen zwischen Ernte und Witterung in der Landwirtschaft. Landwirtsch. Jahrbüch. **63**, 1926, 1—81.

[4]) Zielke, W., Untersuchungen über den Einfluß der Witterung auf die Ernten einiger Obstgattungen und -sorten in Deutschland. Gartenbauwissenschaft **2**, 1929, 459—589. Vgl. hierzu auch: Taylor, H. V., Meteorological research and fruit production. Conf. Emp. Meteorol., Agric. Sect. II. London 1929, 95—114.

gleichzeitig die Niederschläge unter dem Durchschnitt liegen. Schieferdecker[1]), der diese Zusammenhänge untersucht hat, schließt mit Recht daraus, daß die Weinrebe sich in Deutschland im Gegensatz zu den Feldfrüchten nicht ganz dem Klima angepaßt hat, m. a. W. die Weinrebe ist eine Pflanze wärmeren Klimas. Wichtig ist die Bemerkung Schieferdeckers: „Damit in Zusammenhang steht sicher die leichte Anfälligkeit des Weines gegen Pilz- und andere Krankheiten."

Im Waldbau scheidet die Frage nach der Einwirkung der Witterung nahezu aus, da hier die langjährigen Wirkungen, also das Klima, den Ertrag bestimmen. Der Grad der Anbauwürdigkeit und das Maß der Erträge fallen hier zusammen. Dementsprechend ist auch die Bedeutung der klimatischen Faktoren eingehend untersucht, die besonders von Rubner (Die pflanzengeographischen Grundlagen des Waldbaues, 2. Aufl., Neudamm 1925) unter Einbeziehung der edaphischen Faktoren zusammenfassend dargestellt ist. Das Verhältnis von Klima und Boden in ihrer Bedeutung für den Waldbau hat schon Mayr[2]) folgendermaßen zusammengefaßt:

„In ihrem klimatischen Optimum ist jede Holzart polyphag, d. h. sie kann auf Boden jeder geologischen und mineralogischen Abstammung gedeihen, wenn derselbe nur mineralisch und physikalisch genügend ist . . . Je mehr der Standort (Klima) und die Behandlung einer Pflanze von den natürlichen und heimatlichen Verhältnissen abweichen, um so wichtiger wird die spezielle Auswahl der Nährstoffe sowohl als der einzelnen physikalischen Faktoren des Bodens.

Entsprechend ihrer Entwicklung sind alle Pflanzen in ihrer ersten Jugendperiode, also während des ersten Lebensjahrzehntes, in ihren Ansprüchen an die Bonität des Bodens bescheiden, erst mit dem Älterwerden der Pflanzen entwickeln sich die speziellen Anforderungen an die Bodengüte (z. B. Lärche auf Sand)."

Die neueren Klimaforschungen und insbesondere das praktische Bedürfnis des Pflanzenbaues haben dazu geführt, daß man innerhalb der allgemeinen klimatischen Verhältnisse noch kleine und kleinste klimatische Sonderlagen unterscheidet. Da die meteorologischen Beobachtungen meist in 2 m Höhe vorgenommen werden, beziehen sie sich auf ein „Menschenklima", das von dem durch die Vegetationsdecke des Bodens bedingten „Pflanzenklima" verschieden ist. Andererseits unterscheidet man gegenüber dem Gesamt- oder Makroklima noch das besondere Mikroklima kleiner Einzelflächen. Diese besonderen Verhältnisse hat Geiger in seinem Buch „Das Klima der bodennahen Luftschicht" (Braunschweig 1927[3])) näher dargestellt. „Die Aufgabe der Landesnetze ist eine makroklimatische, d. h. es sollen die großen klimatischen Charakterzüge der Länder erforscht werden. Die Bedürfnisse der Praxis sind aber stets auf die Mikroklimatologie eingestellt; für einen bestimmten Punkt des Landes, sei es ein Garten, ein Stück Moorland, eine Waldblöße und anderes mehr, will sie das Klima kennen lernen, um ihre praktischen Maßnahmen danach einrichten zu können" (S. 82). Den horizontalen Differenzen des Mikroklimas

[1]) Schieferdecker, H., Die Einwirkung der Temperaturen und Niederschläge auf die Weinmosterträge in Preußen. Wein und Rebe **13**, 1931, 5—7.

[2]) Mayr, H., Einige naturgesetzliche Grundlagen des Waldbaus. Allg. Forst- und Jagdzeitg. **77**, 1901, 401—409.

[3]) Vgl. auch dess. Verf. „Mikroklima und Pflanzenklima" in Köppen, Handbuch der Klimatologie, Bd. 1, Berlin 1930.

stehen die vertikalen des Pflanzenklimas gegenüber. Die Vegetation wirkt hier ausgleichend: „Die unter sonst gleichen Umständen stärkere Reflexion der Sonnenstrahlung bei Tage, die geringere Ausstrahlung bei Nacht bedingt für die Temperaturverhältnisse über einer Vegetationsoberfläche ein gemäßigteres Klima als über nacktem Boden" (S. 116). Es werden unterschieden a) die niederste Form der Vegetationsdecke, der „Bodenüberzug", b) eine niedere Vegetationsform, die landwirtschaftlichen Gewächse, und c) die höchste Form der Vegetation, der geschlossene Waldbestand. Die beiden letzteren sind Gegenstand der Agrarmeteorologie und der Forstmeteorologie. Beim Bodenüberzug ist die Vegetation nicht so hoch, daß sich in der bodennahen Luftschicht andere Verhältnisse zeigen, als sie über nacktem Boden auftreten würden. Das Waldklima ist dagegen ein gemäßigtes Sonderklima, wobei noch der Einfluß der Holzart auf die Temperatur von Bedeutung ist. „Danach wächst im Frühjahr die Tagesschwankung im Laubwald sehr stark an, denn der noch kahle Laubwald nimmt an der zum Sommer hin steigenden Tagesschwankung der Temperatur im freien Lande Anteil. Mit dem Erscheinen des Laubes dagegen stürzt die Kurve ab; unter dem Laubkronendach bildet sich ein gemäßigtes Waldsonderklima aus, so daß jetzt der Laubwald eine geringere Tagestemperaturschwankung aufweist als der Nadelwald mit seinem immer gleichen Kronendach. Das Maximum der Kurve im Frühjahr wiederholt sich in abgeschwächtem Maße nochmals im Herbst, wenn der Laubfall das Waldinnere wieder der Einwirkung der äußeren Luft freigibt" (S. 169).

Die einzelnen Klimadaten, wie sie bis jetzt für die Charakterisierung eines Standortes zur Verfügung stehen, entstammen den Beobachtungen der meteorologischen Stationen. Diese verzeichnen im allgemeinen Luftdruck, Temperatur, relative Luftfeuchtigkeit, Niederschläge, Windrichtung und -stärke, Bewölkungsgrad und Sonnenscheindauer. Als die, wie wir sahen, wichtigsten Daten werden hiervon in der Regel nur Temperatur und Niederschläge benutzt. Bei der Temperatur ist aus den drei täglichen Beobachtungen das Tagesmittel berechnet, aus diesem dann die Monatsmittel und Jahresmittel, wobei allenfalls noch die Extreme, d. h. absoluten Maximal- und Minimaltemperaturen angegeben werden; die Niederschläge werden nach Monats- und Jahressummen angegeben. Für die Beurteilung der klimatischen Ansprüche der Pflanzen sind diese Angaben vielfach nicht genau genug. Auf der im Jahre 1929 abgehaltenen Konferenz der Meteorologen des britischen Reiches hat Foister[1]) die folgenden Daten, die im besonderen in Hinsicht auf die Phänologie der Pflanzenkrankheiten notwendig wären, angegeben:

1. Lufttemperaturen oberhalb der Gewächse, in Höhe der Spitze der Gewächse, in mittlerer Höhe, an der Basis und im Boden; am besten mit kontinuierlicher Aufzeichnung.

2. Feuchtigkeitsgehalt des Bodens an der Oberfläche in der Nähe der Gewächse und unter ihnen und die üblichen Niederschlagsmessungen, zweimal bei Tage und bei Nacht gemessen.

[1]) Foister, C. E., The relation of weather to plant diseases. Conf. Emp. Meteorol., Agric. Sect., London 1929. II, 168—215.

3. Relative Luftfeuchtigkeit, wie die Lufttemperatur.

4. Bewölkung und Intensität des Sonnenscheins; auch relatives Eindringen des direkten und zerstreuten Sonnenscheins in die Gewächse für deren verschiedene Dichtigkeitsgrade und Höhen.

5. Relatives Eindringen des Niederschlags in die Gewächse bei deren verschiedenen Dichtigkeitsgraden und Länge der Benetzungsdauer.

6. Relative Menge der Tauniederschläge in verschiedener Höhe in den Gewächsen bei jedem Stand von Temperatur, Nässe und Luftfeuchtigkeit und Wachstumsdichte.

7. Relatives Eindringen des Windes bei verschiedenen Stärkegraden und sein Verhältnis zu Feuchtigkeit der Gewächse, Temperatur und Sporenverbreitung.

8. Temperatur und Feuchtigkeit höherer Luftschichten (30—5000 m).

9. Mehr Mitteilungen über Luftströmungen und Sporenverbreitung.

Eine Niederschlagsform, die bei den meteorologischen Beobachtungen nicht quantitativ gemessen wird, aber gerade für das Pflanzenleben von sehr großer Bedeutung ist und auch bei der Keimung der Pilzsporen eine wichtige Rolle spielt, ist der Tau. Es ist z. B. bekannt, daß die Vegetation in warmen Ländern bei Seeklima monatelang ihren Wasserbedarf ohne Regen durch den Tau deckt. Der Bedeutung des Taues für den Wasserhaushalt der Kulturpflanzen in unserem Klima hat E. Hiltner[1]) eine eingehende Studie gewidmet. Es ist unter anderem durch neuere Messungen festgestellt, daß die jährliche Gesamtmenge des Taues wesentlich größer ist, als bisher angenommen wurde. Für seine Aufnahme durch die Blätter hat Hiltner dann folgende Theorie der Tauwirkung aufgestellt[2]): „Der Tau führt den Pflanzen durch das Blatt salzfreies Wasser zu, das innerhalb der Pflanze lösungsverdünnend und damit ausgleichend auf die durch die Wurzeln aufgenommene, zu hohe Salzkonzentration wirkt. Dieser natürliche Ausgleichsvorgang ist für das gesunde Gedeihen vieler Pflanzenarten notwendig."

Zu den Faktoren, deren Einfluß auf das Pflanzenwachstum erst in neuerer Zeit näher untersucht worden ist, gehört auch die Belichtung.[3]) Bisher wurde der Lichtintensität und Lichtqualität die größte Bedeutung beigemessen, während man jetzt auch den Einfluß der Tageslichtdauer kennengelernt hat. Dabei zeigte sich neben der vegetativen die Entwicklung der Blütenbildung stark beeinflußt. Der Blühbeginn wird bei einigen Pflanzen durch Verkürzung des Tageslichtes beschleunigt, bei anderen nicht verändert. Man unterscheidet nach der Reaktion der Pflanzen auf Veränderungen der relativen Länge von Tag und Nacht Kurztagpflanzen (das Optimum der reproduktiven Entwicklung wird bei 14stündiger oder kürzerer Belichtung erreicht), Langtagpflanzen (das Optimum der reproduktiven Entwicklung wird bei mehr als 14stündiger Belichtung erreicht) und Tagneutrale Pflanzen (die reproduk-

[1]) Hiltner, E., Der Tau und seine Bedeutung für den Pflanzenbau. Eine Theorie über die physiologische Bedeutung der Wasseraufnahme durch oberirdische Pflanzenorgane. Arch. f. Landwirtsch. 3, Abt. A., 1930, 1—70.

[2]) Hiltner, E., Der Tau und seine Bedeutung für den Wasserhaushalt der Kulturpflanzen. Prakt. Blätt. f. Pflanzenbau u. -schutz 8, 1930/31, 223—233.

[3]) Schick, R., Photoperiodismus. (Sammelreferat) Züchter 4, 1932, 122—135.

tive Entwicklung wird durch Veränderung der Tageslichtdauer nicht beeinflußt). Untersucht sind bisher fast nur einjährige Gewächse; dabei sind die Kulturpflanzen der gemäßigten Zone (z. B. die Gramineen) in der Regel Langtagpflanzen, die der warmen Länder Kurztagpflanzen, doch verteilen sich die Sorten einer Pflanze häufiger auf verschiedene Gruppen.

Zu den Einzelfaktoren des Bodens, die in epidemiologischer Hinsicht weit weniger als die klimatischen untersucht worden sind, gehören nach Lundegårdh (S. 447) als noch teilweise klimatische Faktoren Wasser und Kohlensäure, als eigentlich edaphische Faktoren physikalische Bodenstruktur, Durchlüftung, Nährsalzgehalt, Wasserstoffionenkonzentration und Mikroorganismen; das letztere leitet schon zu den biotischen Faktoren über.

Für unseren gegenwärtigen Zweck, die Beeinflussung der Pflanze durch die Außenfaktoren aufzuzeigen, genügt das vorstehende Eingehen auf die klimatischen Faktoren, bei denen der Boden und andere Faktoren schon mehrfach gestreift worden sind. Einzelwirkungen der Bodenfaktoren werden im speziellen Teil dieses Bandes ausführlich zur Sprache kommen.

Es ist immerhin bezeichnend, daß in neuerer Zeit auch die Stimmen sich mehren, die eine sogenannte Ganzheitsbetrachtung, eine Berücksichtigung des Ineinandergreifens und Zusammenwirkens aller Faktoren vertreten. „Das Milieu ist eine Einheit, in der die Faktoren nicht unabhängig voneinander variieren und wirken, so daß keiner von ihnen allein ausschlaggebend ist und wir höchstens von einer unmittelbar ausschlaggebenden, daher wichtigsten neben weniger wichtigen Variabeln sprechen können" (Friederichs[1]), S. 656). Ebenso hatte man in der Pathologie bei dem Studium der Erreger diese lange Zeit als alleinige Ursache der Krankheiten vorausgesetzt, während später die Untersuchung der mitwirkenden Faktoren es mit sich brachte, daß diese zu sehr für sich isoliert bewertet wurden. Es ist natürlich, daß die Untersuchung im Experiment den Einzelfaktor isolieren und bei sonst gleichbleibenden Nebenfaktoren variieren muß, um seine Wirkung rein kennen zu lernen. Aber dadurch werden häufig unnatürliche Bedingungen geschaffen, die gerade auch die Wirkung des zu untersuchenden Faktors anders erscheinen lassen, als sie in der Natur ist. Deshalb muß sich selbstverständlich nach Erforschung der Einzelwirkungen die Untersuchung der natürlich gegebenen Faktorenkombination zuwenden und das Zusammenwirken der Faktoren verfolgen, um einen Fall genau kennen zu lernen und richtig einzuschätzen, denn es handelt sich in der Natur immer um Faktorenkomplexe. Wie ein Erreger allein noch keine Krankheit schafft, wenn nicht die übrigen Bedingungen der Erkrankung gegeben sind, so sind es auch keine Einzelfaktoren, die diese Bedingungen realisieren, sondern eine Mehrzahl von zusammenwirkenden Faktoren.

Bei den Kulturpflanzen treten Reaktionen auf Umweltseinflüsse im allgemeinen augenfälliger in Erscheinung als bei den wilden Pflanzen. Diese finden normalerweise ihre Verbreitung nur auf Standorten, denen ihre Anpassung entspricht. Die Kulturpflanzen kommen dagegen durch den Anbau häufig in eine

[1]) Friederichs, K., Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesondere der Entomologie. Berlin 1930. (Vgl. auch Lundegårdh, in der Einleitung.)

nicht mit ihren Ansprüchen übereinstimmende Umwelt. Die Reaktion auf die einzelnen von der Norm abweichenden Faktoren zeigt sich dann in derselben Weise wie im Versuch. Daher gelingt die Einbürgerung fremder Nutzpflanzen in unserem Klima so selten und ist leichter bei einjährigen Gewächsen, die nur einen Teil des Jahres ein zusagendes Klima zu finden brauchen (z. B. Tomate; dagegen aber die langjährigen Versuche zur Einführung der Sojabohne). Bei solchen Versuchen haben dann die Sortenunterschiede hinsichtlich der Klimaansprüche eine besonders große Bedeutung; auch die Pflanzengeographie unterscheidet ökologische Varietäten als erblich gewordene klimatische Formen. Im Tropenklima liegen die Verhältnisse nicht anders. Bei der relativen Gleichförmigkeit des Tropenklimas (geringe Tages- und jahreszeitliche Schwankungen) sind die Hauptkulturen zwar im ganzen Tropengürtel verbreitet (Baumwolle, Zuckerrohr, Kaffee, Kautschuk usw.), aber dafür spielen die Unterschiede zwischen Steppen- und Höhenklima eine wohl noch größere Rolle als in der gemäßigten Zone. Da die Temperatur an sich überall ein üppiges Wachstum gewährleistet und in der Regel weder sehr hohe noch niedrige Temperaturen vorkommen, die dem Wachstum eine Grenze setzen, zeigt sich um so deutlicher der Einfluß der Feuchtigkeitsverhältnisse. Es kommt daher hauptsächlich darauf an, die für eine Kultur geeigneten Höhenlagen herauszufinden. Durch eine sorgfältige Vergleichung der klimatischen Verhältnisse (Aufstellung von Klimogrammen usw.), die bisher wohl kaum jemals den Anbauversuchen vorausging, werden sich sehr viele Fehler vermeiden lassen.

Bisher hatten wir nur mit Modifikationen zu tun, die innerhalb der normalen Variabilität, der Breite der Gesundheit liegen und sich im Wachstum der Pflanze auswirken. Des weiteren werden die Wirkungen der Umwelt auf die Pflanze in Beziehung auf die Krankheiten zu verfolgen sein, wobei zunächst die Beeinflussung in Frage kommt, die, ohne die Pflanze selbst unmittelbar zu schädigen, sie doch der Erkrankung in irgendeiner Weise zugänglich macht. In gleicher Weise ist die Einwirkung der Umwelt auf die Parasiten zu untersuchen, von der ihre Verbreitung und Vermehrung und die Stärke ihrer Angriffe auf die Pflanze abhängt. Die dritte Wirkungsart erst ist dann die direkte Schädigung. Sobald die Intensität der Faktoren ein gewisses toleriertes Maß über- oder unterschreitet, treten Erkrankungen als Folgewirkung ein. Diese sind im speziellen Teil des Bandes beschrieben.

Phänologie

Im Zusammenhang mit den Fragen der Klimaabhängigkeit hat neuerdings die Phänologie einen größeren Einfluß im Pflanzenschutz gewonnen, da der Wachstumsrhythmus der Pflanzen bei dem Studium der Beziehungen, die zwischen dem Auftreten von Pflanzenkrankheiten, zumal umfangreicheren Seuchen, und den Witterungsverhältnissen in vielen Fällen bestehen, eine wichtige Rolle spielt. Die Phänologie ist die Betrachtung der jährlichen Entwicklungsphasen der Tiere und Pflanzen unter dem Einfluß der Jahreszeiten. Inhalt und Bedeutung dieses Sondergebietes hat E. Hiltner[1]) eingehend dar-

[1]) Hiltner, E., Die Phänologie und ihre Bedeutung. Naturwiss. u. Landwirtsch. Heft 8, Freising-München 1926.

gestellt, während Werth[1]) seine Aufgaben im Pflanzenschutz zusammengefaßt hat.

Als wichtigste Teile einer angewandten Phänologie hebt Werneck-Willingrain[2]) in einer Studie über die Gliederung der angewandten Phänologie hervor:

1. Das Raumproblem (Phänogeographie). Beziehungen zwischen dem Verbreitungsgebiete der bestimmten Pflanzenarten (Rassen, Sorten) und deren Phänophasen einerseits und dem Verbreitungsgebiete der bakteriellen, pilzlichen und tierischen Schädlinge und deren Phänophasen andererseits.

2. Das Standort- und Umweltproblem (Phänoökologie). Einfluß der Umweltfaktoren auf das Nebeneinanderlaufen von bestimmten Entwicklungsstufen der Pflanzen einerseits und ihrer Schädlinge andererseits, und zwar der klimatischen Faktoren (Wärme, Feuchtigkeit, Licht usw.), der edaphischen Faktoren, der biotischen Faktoren (Anbau der Kulturpflanzen und Sorten, welche das Zusammentreffen von günstigen Entwicklungsstufen der Pflanzen und deren Schädlingen bedingen). Einfluß dieser Faktoren auf den Entwicklungsrhythmus von Bakterien, Pilzen und Tieren, so daß auf der Pflanze wirklich ein Befall zustande kommt.

3. Das Veränderungsproblem (Phänogenese). Die Geschichte des Befalles unserer Kulturpflanzen mit bestimmten Schädlingen, der Anpassung gewisser Schädlinge an bestimmte Kulturpflanzen und deren Beschädigung in gewissen Entwicklungsstufen, Wanderung von Pflanzen und mit ihnen von pflanzlichen und tierischen Parasiten.

Die Phänologie im Pflanzenschutz hat nach Werth die Aufgabe, über die Zusammenhänge zwischen Wetter und Pflanzenkrankheiten und Schädlingen Beobachtungen anzustellen und statistisches Material zu sammeln, um auf diese Weise zur Voraussage von Massenauftreten und Epidemien zu gelangen und Handhaben zur Bekämpfung der Krankheiten zu gewinnen. Hierzu wird der Entwicklungsgang der Pflanzen und der Schädlinge oder Krankheitserreger im Laufe des Jahres oder im Durchschnitte einer Reihe von Jahren verfolgt und mit dem Gang der Witterung in Parallele gebracht, wie es z. B. bei der Ermittlung der Inkubationszeiten der Rebenperonospora durch K. Müller[3]) geschehen ist. Dadurch können teils bekannte Zusammenhänge genauer aufgeklärt werden; teils können aber auch bisher unbekannte Zusammenhänge aufgedeckt werden. Auch aus der Beobachtung der Unkräuter kann deren Entwicklungsgang im Verhältnis zu demjenigen der Kulturpflanzen festgestellt und daraus die Maßnahmen zur Unterdrückung abgeleitet werden (z. B. Reifezeit der Samen von Unkräutern). Eine besondere Rolle spielen bei diesen Fragen noch die Unterschiede in der Entwicklung der einzelnen Sorten unserer Kulturpflanzen. Für den Pflanzenschutz wichtig ist auch noch das Auffinden von

---

[1]) Werth, E., Die Bedeutung der Phänologie für den Pflanzenschutz. Nachrichtenbl. f. d. D. Pflanzenschutz. 1, 1921, 18—19.

[2]) Werneck-Willingrain, H. L., Versuch einer neuzeitlichen Gliederung der angewandten Phänologie. Angew. Bot. 9, 1927, 130—137.

[3]) Vgl. u. a. Müller, K., Phänologie und Pflanzenschutz im Weinbau. Weinbau u. Kellerwirtschaft 9, 1930, 221—223.

leicht zu beobachtenden phänologischen Leiterscheinungen wie Keimung oder Laub- und Blütenentfaltung an allgemein verbreiteten Pflanzen, aus denen der Eintritt pflanzenpathologischer Erscheinungen, wie Anfälligkeitsstadium von Kulturpflanzen, infektiöses Stadium von Parasiten usw. erschlossen werden kann.

Weitgehende Folgerungen aus phänologischen Betrachtungen hat Hopkins[1]) abgeleitet, indem er das nach ihm benannte bioklimatische Gesetz über den Zusammenhang von phänologischen Erscheinungen und geographischer Lage aufstellte, dessen wichtigste Sätze folgendermaßen lauten:

Die klimatischen und biologischen Bedingungen eines Kontinents im ganzen scheinen einen konstanten Schwankungsgrad im direkten Verhältnis zu den Unterschieden in der geographischen Lage nach Breiten- und Längengraden und Höhe aufzuweisen.

Im allgemeinen Durchschnitt betragen die Unterschiede in der Zeit des Eintretens einer bestimmten periodischen Lebenserscheinung unter sonst gleichen Bedingungen im gemäßigten Nordamerika 4 Tage für je 1 Breitengrad, 5 Längengrade und 130 m Höhe, und zwar als Verspätung nach Norden, Osten und oben im Frühling und Frühsommer und umgekehrt im Spätsommer und Herbst.

Hopkins hat hiernach phänologische Karten ausgearbeitet, die die Isophanen (Zonen gleicher Erscheinungszeit) darstellen. Auf ihnen laufen die phänologischen Längengrade für Nordamerika nicht mit den Meridianen zusammen, sondern ungefähr parallel mit der Kontinentalachse. An Hand dieser Karten läßt sich der Tag des Eintretens eines beliebigen phänologischen Ereignisses, wenn er von einem bestimmten Ort bekannt ist, für jeden anderen Ort ermitteln. Kleine örtliche Abweichungen von der theoretischen Zeitkonstante können dabei noch durch Beobachtung phänologischer Leiterscheinungen, wie z. B. des Abblühens allgemein verbreiteter Unkräuter, berücksichtigt werden. Die wichtigste praktische Anwendung des Gesetzes ist zur Zeit die Bekämpfung der Hessenfliege, bei der es darauf ankommt, den Winterweizen erst am Schlusse der allgemeinen Flugzeit der Fliege auszusäen. Wenn nun das jeweilige Erscheinen der Fliege an einzelnen Stationen festgestellt ist, kann an jedem anderen Ort die Beendigung der Hauptflugzeit auf Grund der Karte errechnet werden.

Einige kritische Einwände gegen die Isophanenkarten und insbesondere die Möglichkeit der Anwendung des Gesetzes auf europäische Verhältnisse sind von Geißler[2]) gemacht worden. Geißler kommt zu dem Schlusse, daß bei der Mannigfaltigkeit der europäischen Verhältnisse und der viel größeren Intensität der Wirtschaftsweise gerade in den klimatisch vielseitigen Gegenden ein in Durchschnittszahlen aufgelöstes phänologisches System nicht anwendbar sein wird. Er hält es für aussichtsreicher, die tatsächlichen Verhältnisse mit Einschluß

[1]) Hopkins, A. D., Periodical events and natural law as guides to agricultural research and practise. Monthl. weather rev., Suppl. No. 9, 1918. (Ref. Morstatt, H., Ein neues Naturgesetz in der Biologie. Kosmos 1922, Heft 5).

[2]) Geißler, A., Das „Bioklimatische Gesetz" von Hopkins und der Versuch seiner Nutzbarmachung für die Landwirtschaft. Nachrichtenblatt f. d. Deutschen Pflanzenschutzdienst 7, 1927, 35—36, 43—44.

der örtlichen Schwankungen zugrunde zu legen und auf kleine Klimabezirke zu reduzieren. Mit Hilfe von geeigneten Indexpflanzen würde man so ein System erhalten, das zugleich die Abweichungen vom Durchschnitt der Jahre berücksichtigt und sich unmittelbar zur Aufsuchung der Daten für bestimmte Kulturpflanzen in jeder geographischen Lage eignet. Die weitere Verfolgung des dem Hopkinsschen Gesetze zugrunde liegenden Gedankens und die Aufsuchung weiterer Fälle seiner Anwendung scheint auf alle Fälle eine lohnende Aufgabe der phänologischen Forschung zu sein.

Wie die aus phänologischen und meteorologischen Beobachtungen gewonnenen Daten benutzt werden können, um die mögliche zukünftige Verbreitung eines eingeschleppten Insektes vorauszubestimmen, hat W. C. Cook[1]) näher ausgeführt (s. S. 184). Praktisch ist diese Vorausbestimmung von Gjullin[2]) an dem Beispiel der kurz zuvor nach Florida eingeschleppten Mittelmeerfruchtfliege *(Ceratitis capitata)* durchgeführt worden und es ließ sich dabei insbesondere feststellen, welche wichtigen Anbaugebiete durch die Fliege am meisten gefährdet erschienen.

Die angeführten Beispiele zeigen, daß sich ungemein viele Fragen des Auftretens von Krankheiten unter dem zentralen Gesichtspunkt der Phänologie betrachten lassen und von hier aus untersucht werden können. Dabei kann die Unterscheidung zwischen prädisponierenden Einflüssen und unmittelbaren Ursachen ebenso wie die Berücksichtigung der Parasiten von Schädlingen zunächst ganz ausgeschaltet werden, da die Phänologie die primär wirkenden klimatischen Einflüsse direkt zu dem Endergebnis, dem Auftreten von Krankheiten und seiner Intensität, in Beziehung setzt.

Konstitution und Disposition

Das Verhalten einer Pflanze gegenüber krankmachenden Einflüssen hängt von den Eigenschaften ab, die man unter dem Begriff der Konstitution zusammenfaßt. Dieser bedeutet — wie auch in der Medizin — die einem Individuum eigentümliche allgemeine Körperverfassung, die sich aus den Einzelheiten des physiologischen Verhaltens zusammensetzt und in der Wüchsigkeit und Gesundheit äußert. Daher kann man die Konstitution auch als den physiologischen Habitus bezeichnen. Sie ist sowohl von den inneren Eigenschaften der Pflanze wie von den Außeneinflüssen, denen diese während des Wachstums ausgesetzt ist, bedingt. Die ererbte, arteigene Kombination von Anlagen, die man wohl gelegentlich allein unter Konstitution versteht und welche die besondere Reaktionsweise bestimmt, unterliegt, wie der Habitus einer Pflanze, der Modifikation durch die Außenfaktoren und ist also wie dieser eine phänotypische Erscheinung.

Die Konstitution einer Kulturpflanze äußert sich am klarsten in ihrer Abhängigkeit von den wechselnden Umweltbedingungen und ihren Ansprüchen an eine bestimmte Konstellation der Einzelfaktoren, die sich in der Reaktion der Pflanze auf die Einwirkung wechselnder Intensität der Außenfaktoren

[1]) Cook, W. C., Notes on predicting the probable future distribution of introduced insects. Ecology **12**, 1931, 245—247.

[2]) Gjullin, C. M., Probable distribution of the Mediterranean fruit fly (Ceratitis capitata Wied.) in the United States. Ecology **12**, 1931, 248—258.

zeigen. Insbesondere die Untersuchungen von Merkenschlager und seinen Mitarbeitern[1]) — wir erwähnen hier die Gegenüberstellung von ursprünglichen Steppenpflanzen und solchen aus See- oder Gebirgsklima — haben die Tatsache herausgeschält, daß diejenigen Umweltbedingungen für eine Kulturpflanze am günstigsten sind, die ihrer Urheimat am meisten entsprechen. Die Konstitution zeigt sich hier als Ergebnis der Anpassung an die ursprüngliche Umwelt einer Pflanze. Die forstliche Standortslehre enthält dafür zahlreiche Belege und hat in der Standortsrassenfrage diesen Zusammenhang neuerdings bei der Saatenanerkennung bewußt berücksichtigt.

In bezug auf die Krankheiten zeigt sich die Konstitution als Anlage in dem allgemeinen Verhalten gegenüber den krankmachenden Einflüssen. Die Pflanzen sind den einzelnen Krankheiten, gleichviel welcher Ursache, in ganz verschiedenem Maße unterworfen und reagieren verschieden auf sie; sie können z. B. nur von ganz bestimmten Pilzen oder Bakterien befallen werden oder sind verschieden empfindlich gegen Trockenheit, Kälte usw. Dieses spezifische Verhalten in der Anlage zu einer Krankheit nennt man die Disposition als natürliche Empfänglichkeit. Bekannter ist dafür der negative Ausdruck Immunität, der die Unempfänglichkeit für eine Krankheit bezeichnet. Disposition und Immunität in ihren verschiedenen Graden sind also ursprünglich Eigenschaften der Konstitution. Sie unterliegen aber individuellen Schwankungen unter dem Einfluß der Außenfaktoren, so daß der jeweilige Zustand des Verhaltens gegen Krankheiten variabel ist. Dieser individuelle und zeitweilige Grad der Empfänglichkeit wird im Gegensatz zur Konstitution als Kondition, im Gegensatz zur Disposition als Prädisposition bezeichnet. Wir werden im folgenden Abschnitt zunächst auf die Prädisposition näher eingehen.

Die Disposition als Bedingung der Erkrankung gegenüber wechselnder Aggressivität der Parasiten hat auch M. Ward[2]) schon hervorgehoben: „Keine Krankheit kann durch einen Organismus allein wirksam verursacht werden, da seine Fähigkeit zur parasitären oder anderweitigen Schädigung von seiner nichtlebenden Umgebung ebenso wie von der Wirtspflanze abhängt." Mit der Berücksichtigung der drei variabeln Faktoren beim Zustandekommen der parasitären Krankheit, Disposition, Prädisposition und Aggressivität, steht die Pflanzenpathologie auch in voller Übereinstimmung mit der heutigen medizinischen Auffassung, die unter anderem folgender Satz wiedergibt: „Heute wissen wir, daß Virulenzgrad und Menge der Bakterien, daß konstitutionelle Resistenz des Organismus und seine augenblickliche Immunitätslage sowie eine Reihe anderer rationell nicht zu erfassender Verhältnisse bei Entstehung und Verlauf dieser Krankheiten entscheidend mitwirken."[3])

Unmittelbare Untersuchungen über die Disposition der Pflanzen gegenüber Krankheiten sind wohl kaum angestellt worden, da vergleichende Forschungen stets von der Seite der Parasiten her einsetzten. Die Frage der Disposition hat sich aber dadurch als sehr fruchtbar erwiesen, daß sie zum Studium der Sortenunterschiede und von diesem aus zur Erforschung der Immunität führte,

[1]) Zur Biologie der Kartoffel. Arb. Biol. Reichsanst. **17—20**, 1929—32.
[2]) Ward, H. Marshall, Disease in plants. London 1901.
[3]) Berl. tierärztl. Wochenschr. **42**, 1930, 808.

die wesentlich ein Dispositionsproblem ist. Auch hierbei ist neben einigen nichtparasitären Krankheiten, wie das Lagern des Getreides und Schäden durch Frost oder Dürre, in der Hauptsache die Immunität gegen Parasiten untersucht worden.

Zu den bekanntesten Beispielen einer wechselnden konstitutionellen Disposition gehören die Krankheiten bestimmter Alters- und Entwicklungsstadien (zeitliche Disposition). So greifen Pilze und Insekten vielfach nur junge Triebe und Blätter an (z. B. Mehltaupilze, Blattläuse), andere Pilze befallen nur ältere Blätter, gewisse Krankheiten treten nur im Keimlingsalter auf usw., wofür teils morphologische, teils physiologische Unterschiede im Entwicklungszustand der Pflanzen entscheidend sind.

Prädisposition

Die Lehre, die am engsten mit dem Namen Sorauer verknüpft ist und wohl seine bedeutendste Leistung für die Pflanzenpathologie darstellt, ist die Prädispositionslehre. In einer Zeit, wo die herrschende ätiologische Richtung alles andere überwucherte und viele alte Erkenntnisse über Pflanzenkrankheiten in Vergessenheit geraten ließ, hat er unermüdlich den Standpunkt vertreten, daß nicht der Erreger allein die Ursache der Krankheit ist, sondern daß auch in der Pflanze die entsprechenden Bedingungen gegeben sein müssen und daß insbesondere für gewöhnlich eine Schwächung der Pflanze die „Prädisposition" für den Angriff des Erregers schaffen müsse. Seiner Anschauung liegt der wesentliche Unterschied zugrunde, daß er als Pflanzenphysiologe bei der Betrachtung der Krankheiten eben von der Pflanze als Träger der Krankheit ausging im Gegensatz zu den Mykologen, für die sie nur als Substrat für den Erreger in Betracht kam. Als durchaus praktisches Ziel schwebte ihm dabei vor, die direkte Bekämpfung der Pflanzenkrankheiten durch eine rationelle Hygiene zu ersetzen. Damit hat Sorauer schon frühzeitig in der Pflanzenpathologie jene moderne Richtung vertreten, die auch in der Medizin nach der Ära der Bakteriologie immer mehr zur Geltung gelangt ist und die allgemeinwissenschaftlich im Gegensatz zur analysierenden Erforschung von Einzelfaktoren nicht mehr isolierte Ursachen biologischer Vorgänge sucht, sondern unbewußt oder bewußt anerkennt, daß allen Erscheinungen komplexe Ursachen zugrunde liegen.

Der Begriff der Prädisposition ist in der Medizin zweifellos sehr alt und findet sich dem Sinne nach schon bei Paracelsus, dem Vorläufer moderner Naturwissenschaft, der dafür den Ausdruck *constellatio* hat. Der älteren Pflanzenpathologie, die sich auch die parasitären Krankheiten als durch unbelebte Einflüsse verursachte Veränderungen der Pflanze dachte, war der Begriff, wenn auch nicht immer in scharfer Unterscheidung von den eigentlichen Krankheitsursachen, geläufig.[1]) So spricht z. B. Willdenow unzweifelhaft von eigentlicher Prädisposition, wenn er sagt[2]) (S. 472): „Die Krankheiten, welche aus inneren

[1]) G. K. K. Link (s. S. 107) gibt ein Zitat von Theophrast von Eresos, das in Ausgabe von 1821 (Libri de historia et causis plantarum, L. V, Cap. 8,3) lautet: „Omnia vero coeli incommoda imbecilla atque infirma gravius ferunt, utpote quae nullum tolerare excessum valeant".

[2]) Willdenow, C. L., Grundriß der Kräuterkunde. 7. Aufl. Hrsg. von Link, H. F., Berlin 1831.

Ursachen entstehen, haben ihren Grund in der erhöhten oder geminderten Reizempfänglichkeit der Faser (und einer Veränderung der Lebensbewegungen, L.), welche durch allerhand Gelegenheitsursachen hervorgebracht werden kann." Sorauer hat in der 3. Aufl. dieses Handbuches noch verschiedene ähnliche Beispiele aus der Zeit um 1800 angeführt. Später sah man unter dem Einfluß der mykologischen Forschungen die alleinige Ursache in den Parasiten und selbst Julius Kühn lehnte die Prädisposition scharf ab[1]) (S. 36): „Diese Abhängigkeit parasitischer Pilze und schädlicher Tiere von äußeren Einflüssen erklärt auf das genügendste die wechselnde Art ihrer Verbreitung, die Verschiedenheit in der Menge ihrer Entwicklung, ohne daß es nötig ist, dabei eine völlig unerwiesene krankhafte Veränderung der Säfte anzunehmen." Kühn erkannte also nur die Abhängigkeit der Parasiten von Außenfaktoren an.

De Bary hat, wenigstens später, keinen so einseitigen Standpunkt vertreten und im Hinblick auf die Unterschiede des Befallenwerdens innerhalb einer Spezies auf die Disposition (und Prädisposition) hingewiesen (Bot. Zeitg. 1886): „Es muß daher einen andern, nicht in dem Pilz sondern zunächst in den befallenen Pflanzen gelegenen Grund für die in Rede stehenden lokalen und individuellen Verschiedenheiten geben; allgemein ausgedrückt eine, sei es am gleichen Ort, sei es nach Lokalitäten verschiedene Empfänglichkeit, Disposition für die Angriffe des Pilzes."

Schon in der ersten Auflage dieses Handbuches (1874) bemerkt Sorauer bei der Einteilung der Krankheiten, daß die Einteilung nach den Ursachen „nur einen beschränkten Wert hat; denn verhältnismäßig selten ist nur eine isolierte Krankheitsursache vorhanden. In der Mehrzahl der Fälle kombinieren sich eine Anzahl ungünstiger Vegetationsbedingungen zu einem Gesamteffekt. Hierzu kommt die dauernde Wechselbeziehung, welche zwischen den einzelnen, das Wachstum bedingenden Faktoren herrscht". 1888 finden wir dann die Prädispositionslehre klar formuliert[2]) (S. 5): „Unter Prädisposition verstehen wir eine im Bau oder in der Lebensfähigkeit eines Individuums begründete Geneigtheit, einzelnen Krankheiten leichter zugänglich und gegen deren Eingriffe minder widerstandsfähig zu sein als andere Individuen derselben Spezies." Sorauer grenzt hier die Prädisposition auch scharf von der unmittelbaren Schädigung durch Außeneinflüsse ab und betont, daß die größere Empfänglichkeit durchaus noch innerhalb der „Breite der Gesundheit", d. i. der normalen Variabilität liegen kann. Als Beispiel führt er den größeren Wassergehalt üppig wachsender Pflanzenteile an, der an sich ein normaler Zustand ist, aber für Frostschäden prädisponierend wirkt. Gegenüber dieser „normalen Prädisposition" nennt Sorauer „abnorme Prädisposition" Zustände, die an sich schon krankhaft sind, aber zugleich die Veranlassung einer größeren Anfälligkeit gegen andere Krankheit bilden, wie z. B. Beschädigungen, die den Wundparasiten die Infektion erst ermöglichen. Man könnte also ebenso gut von einer physiologisch bedingten und einer pathologisch bedingten Prädisposition sprechen.

[1]) Kühn, J., Die Krankheiten der Kulturgewächse, ihre Ursachen und Verhütung. Berlin 1859.

[2]) Sorauer, P., Die Schäden der einheimischen Kulturpflanzen. Berlin 1888.

In seiner Antrittsvorlesung hat Sorauer[1]) seine Prädispositionslehre mit ihren Folgerungen für die Pflanzenhygiene noch einmal zusammenfassend dargestellt und mit zahlreichen Beispielen von Pilzkrankheiten belegt. Wenn auch dabei die Einwirkung der Umwelteinflüsse auf die Pflanze nicht immer genügend von der Einwirkung auf den Parasiten unterschieden wurde, so hat doch Sorauer das wechselnde Verhalten der letzteren durchaus nicht verkannt. Er sagt daher in einer späteren Formulierung zur „Umwertung der jetzt noch herrschenden Parasitentheorie"[2]): „Zum Zustandekommen einer parasitären Krankheit und ihrem Auswachsen zu einer Epidemie gehört nicht nur die Gegenwart des Parasiten, sondern stets auch eine bestimmte ihn begünstigende Beschaffenheit seines Nährbodens, d. h. seiner Nährpflanze" (S. 21). — „So schätzbar alle Studien über die Entwicklungsgeschichte der einzelnen Parasiten auch sind, sie sind solange ungenügend, als sie nicht die Abhängigkeit des parasitären Organismus von den äußeren Einflüssen und der Beschaffenheit des Nährorganismus in den Vordergrund stellen" (S. 22). Nun kann man wohl als prädisponierende Einflüsse für eine Krankheit die Einflüsse auf den Wirt und auf den Parasiten zusammenfassen, aber ursprünglich ist mit Prädisposition — schon in der Übernahme des Begriffes von der Medizin — nur der Zustand der Pflanze gemeint worden.

Späterhin hat dann die Prädisposition nicht mehr die Beachtung in der Pflanzenpathologie gefunden, die ihr wegen ihrer Beziehung zu einer vorbeugenden Hygiene der Kulturpflanzen, insbesondere gegen nichtparasitäre Krankheiten, zukommt. Dies hängt wohl damit zusammen, daß sich die Forschung bis heute fast ausschließlich den parasitären Krankheiten zugewandt und dabei in ihrer zunehmenden ökologischen Richtung mit der Beeinflussung der Parasiten durch die Außenfaktoren befaßt hat. Dieser gegenüber fand dann die gegebene Disposition der Pflanze in der Form des Immunitätsproblems mehr Aufmerksamkeit als die labile Prädisposition. Daher ist denn auch da, wo noch von Prädisposition die Rede ist, diese vielfach nicht genügend von der Disposition und sogar von Fällen, wo lediglich eine Begünstigung des Parasiten vorliegt, unterschieden worden.

Eigentliche Prädispositionsforschung ist dagegen in der Forstwissenschaft, in der die ökologischen Fragen stets eine große Rolle gespielt haben, mehr betrieben worden. Hier hat schon Hartig[3]) (S. 6ff.) die Prädisposition, die er auch als „erworbene Krankheitsanlage" bezeichnet, eingehend erörtert, da sie bei den Pilzkrankheiten der Holzgewächse sehr häufig große Bedeutung hat — es sei nur an den Hallimasch *(Clytocybe mellea)* und den Wurzelschwamm *(Placodes annosus)* erinnert. Der in der Waldwirtschaft geläufige Begriff des „standortswidrigen Anbaues" beruht ebenso sehr auf den sich infolge der prä-

[1]) Sorauer, P., Über die Prädisposition der Pflanzen für parasitische Krankheiten. Arb. d. Deutschen Landw.-Gesellschaft. Heft 82, Berlin 1903, 193—210.

[2]) Sorauer, P., Vorbeugung gegen Krankheiten der land- und forstwirtschaftlichen Kulturpflanzen durch Kulturmaßregeln und durch Berücksichtigung ihrer Widerstandsfähigkeit. VIII. Intern. landw. Kongr. Wien. Referate, Band III, 1907.

[3]) Hartig, R., Lehrbuch der Pflanzenkrankheiten. 3. Aufl. des Lehrbuches der Baumkrankheiten. Berlin 1900.

disponierenden Wirkungen ausbreitenden Krankheiten als auf dem Auftreten unmittelbarer Schädigungen durch Standortseinflüsse.

Das Zustandekommen der Prädisposition bietet nach dem bisher Gesagten keine besonderen Probleme. Es sind daran alle Außenfaktoren beteiligt, welche morphologische oder physiologische Modifikationen auslösen, die in Beziehung zu irgendeiner Krankheit stehen. Eine besonders bekannte Rolle spielt bei den Kulturpflanzen in dieser Hinsicht die Düngung, z. B. Kalimangel oder Überschuß an Stickstoff. Zum Wasserhaushalt gehört das oben erwähnte Beispiel der Prädisposition für Frostschäden und die Abhängigkeit holzzerstörender Pilze vom Luftgehalt des Holzes.[1]) Das letztere Beispiel betrifft die abnorme oder pathologische Prädisposition, bei welcher der ursächliche Zusammenhang meist viel klarer zutage liegt als bei der normalen. Zu ihr gehören die zahlreichen Erkrankungen durch Schwächeparasiten, von denen hier die pilzzüchtenden Borkenkäfer noch besonders genannt seien.[2])

Es sind in der letzten Zeit gerade auch Beispiele von Prädisposition für Insektenbefall bekannt geworden, doch ist es oft schwierig, genauer zu verfolgen, inwieweit die bedingenden Faktoren hier die Pflanze zum Befall geeignet machen und inwieweit sie lediglich die Vermehrung der Parasiten begünstigen. Als bekannt erwähnen wir den Befall kränklicher Obstbäume durch Schildläuse und die Beeinflussung der Vermehrung saugender Insekten durch Kalidüngung (Blutlaus, *Helopeltis*) und verweisen im übrigen auf die einschlägigen Arbeiten von Lees[3]) und Felt and Bromley.[4]) Eine sehr gründliche Studie an der Baumwollpflanze, bei der ebenfalls der Wasserhaushalt die Anfälligkeit gegen Schädlinge vielfach bestimmt, hat Mumford[5]) veröffentlicht. Dort sind auch Beispiele der Prädisposition für den Insektenbefall anderer Pflanzen aufgeführt. Wir erwähnen die Arbeit deshalb, weil sie mit folgenden Worten eindringlich auf die Bedeutung der Prädisposition für die Pflanzenhygiene hinweist (S. 25): „Tatsächlich geht ein bedeutender Botaniker so weit zu behaupten, daß man die Parasiten in Zukunft nicht als Schädlinge, die vertilgt werden müssen, ansehen wird, sondern als recht wertvolle Hinweise der Natur auf falsche Kulturmaßnahmen. Wäre es nicht möglich, daß ein abnormer Insektenbefall an der Baumwolle uns anzeigt, daß wir entweder die unrichtige Sorte in unrichtiger Weise anbauen oder daß Klima- und Bodenverhältnisse überhaupt nicht für sie geeignet sind?"

---

[1]) Vgl. hierzu Münch, in Bd. 3, 5. Aufl. 1932 dieses Handbuches, S. 307 ff.

[2]) Weitere Einzelbeispiele s. u. Ökologie der Parasiten; vgl. außerdem bei Fischer und Gäumann, S. 41 ff.: Die Beeinflussung der Empfänglichkeit und Widerstandsfähigkeit (Disposition). Da die Untersuchungen meist von der Wirkung der Einzelfaktoren ausgehen und damit nicht immer zwischen Beeinflussung der Pflanze und Beeinflussung des Parasiten unterscheiden, sind Einzelbeispiele zu ersterer vielfach in den Abschnitten über die Ökologie der Erreger enthalten.

[3]) Lees, A. H., Insect attack and the internal condition of the plant. Ann. appl. biol. **13**, 1926, 505—515.

[4]) Felt, E. P., and Bromley, S. W., Developing resistance or tolerance to insect attack. Journ. econ. ent. **24**, 1931, 437—443.

[5]) Mumford, E. P., Cotton stainers and certain other sapfeeding insect pests of the cotton plant. London 1926.

An die pathologische Prädisposition schließen sich diejenigen extremen Fälle an, in denen man auch von Folgekrankheiten sprechen kann. Solche liegen z. B. vor beim Rußtau, der sich nur da entwickeln kann, wo Honigtau von Pflanzenläusen abgelagert ist, oder bei denjenigen Bakterienfäulen, die unmittelbare Begleiter von Pilzkrankheiten sind, auch bei denjenigen Krankheiten, die sich an Frostschäden einstellen (Gummifluß, Pilze). Dabei können sowohl verschiedene Parasiten aufeinanderfolgen oder Parasitenbefall auf nichtparasitäre Schädigungen folgen, wie umgekehrt die nichtparasitäre Krankheit auf Schwächung durch Parasiten. So können nach Wißmann[1]) von *Phyllocoptes schlechtendahli* befallene Birnblätter für Apfelmehltau anfällig werden, während nicht befallene Bäume für den Pilz unempfänglich sind. Ebenso soll *Tilletia caries* den Weizen für Gelbrostbefall *(Puccinia glumarum)* prädisponieren. Bei dem *mal secco* der *Citrus*-Arten wurde auch experimentell gezeigt, daß das Krankheitsbild aus zwei kombinierten Symptomen besteht. Zuerst tritt eine Tracheomykose durch *Deuterophoma tracheiphila* auf und erst das später hinzukommende *Colletotrichum gloeosporioides* erzeugt die Anthraknose. Beim Kaffeerost *(Hemileia)* überwinden die befallenen Bäume anfangs die Krankheit und erst nach mehrfacher Entlaubung kommt ein physiologisches Zweigsterben durch Dürre hinzu.

Eine noch weitergehende Stufenfolge prädisponierender Einwirkungen beschreibt Falck[2]) als Kettenwirkung verschiedenartiger Krankheitsprozesse. In seinem Beispiel eines Eichensterbens folgen sich 1. die physiologische Abschwächung durch Trockenheit, 2. die parasitäre Vorerkrankung durch den Eichenmehltau und 3. als Endprozeß durch Schwächeparasiten das Absterben durch Befall mit Hallimasch und Rindenpilz. Ausschlaggebender Krankheitserreger ist der Eichenmehltau, der aber für sich allein die Eichen nicht zum Absterben bringen kann. Es handelt sich vielmehr „auch hier um ein Glied in der Kette der Schädigungen, das lediglich dadurch bedeutsam ist und den Ausschlag gibt, daß es die Anfangsstadien der physiologischen Abschwächung und die durch Schwächeparasiten bewirkten Endprozesse zur geschlossenen Kette des letzten Krankheitsverlaufes verbindet".

Bei dem westfälischen Eichensterben ist die physiologische Schwächung (Gasow[3])) eine Folge des Eichenwicklerfraßes, während der weitere Verlauf wie in dem von Falck beobachteten Falle vor sich geht. Auch hier verursacht der seit langem bekannte Wicklerfraß für sich allein nur mehr oder weniger schwere Schädigungen, wie Zurückbleiben und Verkrüppelung der Triebe, Entstehung von Dürrästen und Wasserreisern, Ausfall der Mast, Zuwachsverlust, kann aber für das Absterben nicht verantwortlich gemacht werden, das erst nach Hinzukommen des Eichenmehltaus auftrat.

[1]) Wißmann, H., Über ein stärkeres Auftreten von freilebenden Gallmilben (*Phyllocoptes*) an Obstbäumen und über neue natürliche Feinde der Gallmilben aus der Familie der Cecidomyiden. Zeitschr. Pflanzenkrankh. **36**, 1926, 98—106.

[2]) Falck, R., Über das Eichensterben im Reg.-Bez. Stralsund nebst Beiträgen zur Biologie des Hallimasches und Eichenmehltaues. Allg. Forst- u. Jagdzeitg. **100**, 1924, 298 bis 317.

[3]) Gasow, H., Der grüne Eichenwickler als Forstschädling. Anz. Schädlingskunde 1, 1925, 111—114, 121—124.

In Jugoslawien verläuft das Eichensterben nach der Schilderung von Langhoffer[1]) ganz ähnlich, wobei Insektenfraß, besonders von *Lymantria dispar*, die Hauptrolle spielt und der Hallimasch unmittelbar auf den Insektenfraß oder erst nach dem Mehltau folgt. Auch in Rußland ist das Eichensterben als ununterbrochene Kette aufeinanderfolgender Faktoren, deren Endergebnis das Absterben der Bestände ist, von Stratonowitsch und Saborowskij[2]) beschrieben worden. „Die Absterbeerscheinungen schritten in der Richtung von oben nach unten fort: die Krone starb früher ab als der Stamm, und als letztes verfiel das Wurzelwerk." Die Ursachen waren auch dort erst eine Reihe trockener Jahre, dann Kahlfraß durch Raupen, hierauf Eichenmehltau und im Herbst Frühfröste. Sekundär stellten sich dann *Agrilus*, *Armillaria* und *Cerambyx*-Arten ein, die sich rasch vermehrten.

Auch das Lärchensterben beruht, ebenso wie das Tannensterben, nach Falck[3]) auf einer Kettenerkrankung. Durch verschiedene äußere Umstände, bei denen auch eine Prädisposition der Lärchen mitwirkt, kommt es zuerst zu einer starken Vermehrung der Rindenläuse. „Es muß eine epidemieartig fortschreitende Abschwächung (wie sie durch die Ausbreitung der Läuse *(Chermes strobilobius Kltb.)* bedingt sein kann) der Zweigrinden vorhergehen, bevor der ebenfalls epidemische Befall durch den Rindenpilz — *Dasyscypha Willkommii* — erfolgen kann. Durch diesen Befall wird die Rinde stets abgetötet und so das fortschreitende Absterben der Zweige und Bäume herbeigeführt . . ." Hierher gehört auch als weiteres Beispiel das Auftreten der Zwetschgenschildlaus, *Lecanium corni*, in Serbien, das man bisher als eine isolierte Erscheinung betrachtet hat. Mladen[4]) hat es im größeren Zusammenhang dargestellt und gezeigt, daß eine Schwächung durch heftigen Befall mit dem anderwärts weniger beachteten *Polystigma rubrum* dem starken und schädlichen Auftreten vorangeht. Folge des Schildlausbefalls ist dann starke Entwicklung von Rußtau, und schließlich erliegen die so geschwächten Bäume den Angriffen von Borkenkäfern, hauptsächlich von *Eccoptogaster rugulosus* neben *E. pruni* und *Anisandrus dispar*. In diesem Falle ist praktisch nur eine Bekämpfung der Schildlaus möglich und erfolgreich, obwohl diese nur ein Zwischenglied in der Kette ist.

Eine entsprechende Reihenfolge verschiedener Krankheiten ist auch neuerdings beim Heveamehltau beobachtet worden. Die mehrfache Entlaubung der Bäume durch den Pilzbefall, die anfangs überwunden wird, zieht ein Absterben der Zweige durch Dürre nach sich; dann erst kommt als Schwächepilz *Botryodiplodia theobromae* hinzu und bringt einzelne Äste oder den ganzen Baum zum Absterben. P. Staner[5]) beschreibt eine weitverbreitete Wurzelkrankheit des Kaffees, bei der eine Symbiose eines Pilzes und einer Schildlaus zusammenwirkt.

---

[1]) Langhoffer, A., Das massenhafte Eingehen der Eichen in Jugoslawien von entomologischer Seite betrachtet. Congr. intern. zool., Budapest 10, 1929, 1196—1203.

[2]) Mitt. Staatsinstit. Forstw. 1931, Heft 9.

[3]) Falck, R., Lärchensterben und Theorie der Krebsbildung. I. Teil. Lärchensterben und Stammkrebsbildung. Gartenbauwiss. 1, 1928, 53—70.

[4]) Mladen, Y., Un danger pour la culture du prunier en Serbie. 14. Congr. intern. d'agric. Bucarest 1929, Actes 3, 409—411.

[5]) Staner, P., Une maladie étrange des racines du caféier. Bull. agric. Congo belge 21, 1931, 919—923.

Von Ameisen verschleppte Läuse *(Pseudococcus citri)* besiedeln die Wurzeln und in ihren Kolonien entwickelt sich der Pilz *(Polyporus coffeae)*, der eine Kruste auf der Wurzel bildet, die die Läuse mit einschließt. Dabei finden sich häufig noch Sklerotien von *Rhizoctonia bataticola* in den befallenen Wurzeln. Staner nimmt daher folgenden Verlauf der Krankheit an: Zunächst befällt die *Rhizoctonia*, die selbst nur Schwächeparasit ist, die Wurzeln. Hierauf finden sich an den erkrankten Stellen die Schildläuse ein, die dem *Polyporus* (Wundparasit) die Festsetzung und Wucherung ermöglichen. Dieser ist der eigentlich schädliche Faktor und tötet schließlich die Pflanze ab.

Degeneration und Abbau

Zu den Fragen, welche die Pflanzenpathologie seit ihren Anfängen immer wieder beschäftigt haben, gehört die Degeneration. Namentlich in praktischen Kreisen tritt regelmäßig, wenn eine bis dahin gesund scheinende Kulturpflanze von einer unbekannten Krankheit in ausgedehnter Weise befallen wird, die Behauptung hervor, daß sie degeneriere. Andererseits wird der Ausdruck besonders noch dann gebraucht, wenn einzelne Sorten von Kulturpflanzen in der Wüchsigkeit und im Ertrag nachlassen und sich zugleich besonders anfällig für Krankheiten zeigen. Dieser Vorgang von Degeneration wird dann gewöhnlich auf Altersschwäche zurückgeführt, indem man behauptet, daß die ungeschlechtlich vermehrten Sorten ebenso wie die Individuen nur ein bestimmtes Alter erreichen können und dann absterben. Am bekanntesten ist diese Art der Degeneration bei der Kartoffel unter dem Namen des Abbaues oder Sortenabbaues geworden und es ist darüber eine unübersehbare Literatur entstanden.

Einer Klärung der Frage stand lange der Umstand im Wege, daß es an einer festen Definition des Begriffes und Untersuchung seiner Bedeutung fehlte. Daher haben sich auch die stets wieder vertretenen Anschauungen, die wir heute für richtig halten, nicht durchsetzen können. 1926 erschien dann eine insbesondere auf Ehrenbergs Untersuchungen (1904) zurückgreifende theoretische Untersuchung von Morstatt[1]) über den ganzen Fragenkomplex, welche die Klärung der Anschauungen eingeleitet und den Anstoß zur exakten Erforschung des Abbauproblems gegeben hat. Wir werden uns im folgenden in der Hauptsache auf diese Darstellung stützen, die auch mit der von Sorauer (schon 1888 und zuletzt in der dritten Auflage dieses Handbuches) vertretenen Auffassung weitgehend übereinstimmt.

Als Erscheinungen der Degeneration *(degeneration, running out, deterioration; déchéance, dégénérescence)* bezeichnet man ein zunehmendes Nachlassen in der Wüchsigkeit und im Ertrag und eine gesteigerte Anfälligkeit für Krankheiten. Klar umschriebene Symptome und die Annahme einer bestimmten Ursache sind also nicht mit dem Begriff verbunden, der demnach nur ein Werturteil bedeuten kann und nicht viel mehr als die Tatsache des Ertragsrückganges

[1]) Morstatt, H., Entartung, Altersschwäche und Abbau bei Kulturpflanzen, insbesondere der Kartoffel. Naturwiss. u. Landwirtsch. Heft 7. Freising-München 1925. Dort die wichtigste ältere Literatur. Neueres bei Merkenschlager, F., u. A., Zur Biologie der Kartoffel, 1.—12. Mitt. Arb. Biol. Reichsanstalt. **17—19**, 1929—1932. Kurze Zusammenfassung bei Riede, W., Der Abbau der Kartoffel. Zentralbl. Bakt. (2) **81**, 1930, 321—334.

ausdrückt. Van den Broek und Schenk[1]) fassen das Problem unter Berücksichtigung der Ursachen schärfer: „Wenn eine Pflanzenrasse aus einem Gebiet, wo sie einheimisch ist oder wo sie sich ganz an Boden und Klima angepaßt hat, in eine Gegend mit anderem Boden und anderen Witterungseinflüssen verbracht wird, die weniger günstige Wachstumsbedingungen bieten, zeigt sich, wenn die Minimal- und Maximalbedingungen dieser Rasse für die verschiedenen Wachstumsfaktoren nicht weit auseinanderliegen, die Erscheinung eines Nachlassens von guten und In-den-Vordergrund-Tretens von schlechten Eigenschaften ... Dasselbe ist bei einigen Rassen zu beobachten, wenn sie — auch ohne in andere Gegenden verbracht zu werden — in bezug auf Ernährung, Pflege, Schutz usw. in weniger günstige Verhältnisse kommen und man sie ohne Anwendung der Selektion oder Wechsel von Saat- und Pflanzgut oder anderen Vermehrungsorganen alljährlich fortpflanzt." Die kürzeste Definition gibt Ducomet[2]) „Der Übergang vom ursprünglichen Zustand in einen weniger guten Zustand."

Aus der Bezeichnung als Degeneration = Entartung ergibt sich zunächst die Frage, ob wirklich eine Degeneration im eigentlichen Sinne dieses Begriffes vorliegt. Entartung, d. i. ein Abgleiten von der Artnorm, ist eine Änderung der Konstitution, die sich als die Summe aller Einzelheiten des physiologischen Verhaltens auf Grund der mit bestimmten Eigenschaften ausgestatteten Erbmasse des Individuums darstellt. Veränderungen der Konstitution können daher nur durch Veränderung der Gene bedingt sein. Als solche können Bastardierung durch Fremdbestäubung, Aufspaltungen, Mutation, Knospenvariationen, Keimschädigungen und Inzuchtdegeneration in Frage kommen. Davon abgesehen, daß solche genotypischen Veränderungen relativ selten sind und zur Erklärung der weitverbreiteten Abbauerscheinungen nicht in Frage kommen, sind sie auch nicht reversibel, wie der eigentliche Abbau, entsprechen also nicht dem üblichen Begriff, der Degeneration und Abbau gleichsetzt.

Seit der Begriff der Entartung im Sinne des Abbaues erörtert worden ist, hat man die Ursache bis zur Gegenwart immer wieder in einer sogenannten Altersdegeneration oder Senilität gesucht. Auch über diese Sonderfrage ist eine umfangreiche Literatur entstanden, die in der erwähnten Schrift von Morstatt und in einer neueren Gesamtdarstellung von Bijhouwer[3]) angeführt ist. Wir können uns hier auf die Wiedergabe der Grundzüge der Senilitätstheorie und Anführung der wichtigsten für sie geltend gemachten Beispiele beschränken.

Wenn wir von der neuerdings nicht mehr vertretenen Annahme einer allgemeinen Degeneration der kultivierten Pflanze eben infolge der Kultur (Domestikation) absehen, so sind zwei Gründe für das Altern der Sorten angenommen worden, die dauernde ungeschlechtliche Vermehrung und ein natürliches Altern der als Individuum aufgefaßten Sorte. Schleiden

---

[1]) Van den Broek, M., en Schenk, P. J., Ziekten en beschadigingen der tuinbouwgewassen. 4. Aufl. T. II. Groningen, Den Haag 1925.

[2]) Ducomet, M. V., De la dégénérescence des végétaux multipliés par voie asexuée (en particulier de la pomme de terre). Journ. soc. hortic. France, Ser. IV. **22**, 1921, 253.

[3]) Bijhouwer, A. P. C., Over het vraagstuk der „veroudering" ten gevolge van langdurig voortgezette, ongeslachtelijke vermeerdering. Landbauwhoogesch. Wageningen Nr. 12, 1930. 119 S.

hatte die schon von Kühn[1]) widerlegte Ansicht ausgesprochen, daß den Kulturpflanzen, weil sie nicht unter natürlichen Bedingungen wachsen, „eine allgemeine innere Krankheitsanlage zukomme". Sie widerspricht so sehr aller Erfahrung, daß sie hier nicht weiter erörtert zu werden braucht. Einem ähnlichen Gedankengang entspringt die Annahme, daß die dauernde ungeschlechtliche Vermehrung eine nicht normale Erscheinung und daher die Ursache einer konstitutionellen Degeneration sei. Ihr liegt die an sich richtige Beobachtung zugrunde, daß sich fast alle Fälle, in denen man eine Degeneration annahm, auf Sorten beziehen, die praktisch auf ungeschlechtliche Weise vermehrt werden (z. B. Kartoffeln, Obst, Rosen). Es besteht auch in der Tat eine Beziehung, deren Aufklärung noch zu erörtern sein wird, aber kein ursächlicher Zusammenhang. Vom physiologischen Standpunkt aus ist die Altersdegeneration von Möbius[2]), H. Winkler[3]), Korschelt[4]) und Molisch[5]) untersucht worden. Hierbei spielt hauptsächlich die Frage mit, ob sich Protozoen dauernd durch Teilung vermehren können. Bei den dahingehenden Versuchen ist z. B. *Paramaecium* durch mehr als 11000 Generationen in ausschließlich ungeschlechtlicher Vermehrung gehalten worden, ohne daß eine Degeneration eintrat; entsprechende Erfahrungen liegen auch über Bakterienkulturen vor. Bei den höheren Pflanzen ist die Parthenogenesis neben den anderen apomiktischen Vermehrungsweisen, die in der Natur dauernd vorkommen (Brutzwiebeln der Liliaceen, Brutknöllchen von *Ranunculus Ficaria*, Sprosse der Wurzelunkräuter) eine nicht seltene „normale" Vermehrung. Die schlagendste Widerlegung bilden aber wohl die zahlreichen und zum Teil sehr alten Kulturpflanzen, die entweder die Fähigkeit zur geschlechtlichen Fortpflanzung ganz verloren haben oder doch praktisch nur ungeschlechtlich vermehrt werden (z. B. Bananen, Weinreben, Obstsorten, Weiden). Daher sagt z. B. Noll in einer früheren Auflage des Strasburgerschen Lehrbuches im Anschluß an Möbius: „Für gewöhnlich vermehren sie sich ausschließlich durch ungeschlechtliche Sprossung, ohne dabei irgendwie zu degenerieren, wie man das früher einmal bei der ausschließlich vegetativen Vermehrung annahm." Wenn die ungeschlechtliche Vermehrung also in so vielen bekannten Fällen keine Degeneration zur Folge hat, kann sie nicht die Ursache der Degeneration in den wenigen Ausnahmefällen sein.

Die Annahme der Degeneration der Sorten als natürliches Altern der Individuen leitet sich von einer Auslegung des Individualbegriffes ab, welche die ungeschlechtlich entstandenen Glieder einer Sorte zusammen mit der Mutterpflanze als ein Individuum ansehen will und daher behauptet, daß sie in gleicher Weise und gleichzeitig dem Altern unterworfen seien, wie das Mutterindividuum. Man hat dies bei Bäumen, die naturgemäß ein hohes Alter erreichen,

---

[1]) Kühn, J., Die Krankheiten der Kulturgewächse, ihre Ursache und ihre Verhütung. Berlin 1859.

[2]) Moebius, M., Über die Folgen von beständiger geschlechtsloser Vermehrung bei Blütenpflanzen. Biol. Zentralbl. 11, 1891, 129—160.

[3]) Winkler, H., Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreich. Jena 1920.

[4]) Korschelt, E., Lebensdauer, Altern und Tod. 3. Aufl., Jena 1924.

[5]) Molisch, H., Die Lebensdauer der Pflanze. Jena 1929.

geltend gemacht, z. B. in dem vielerörterten Fall der Pyramidenpappeln. „Da jedes Individuum seine bestimmte Lebensdauer hat, so muß auch dieses vielköpfig gewordene Individuum, das wir ‚Sorte' nennen, nach einem bestimmten Zeitraum dem Tode verfallen" (Graebner, in der 4. Aufl. dieses Handbuches). Wir brauchen hier nicht auf eine kritische Definition des Individualbegriffes bei den höheren Pflanzen einzugehen; es genügt der Hinweis auf die alten Sorten einjähriger Gewächse, um diese Anschauung zu widerlegen. Molisch, der die Alterungstheorie nicht unbedingt ablehnt, möchte zwischen natürlicher und künstlicher ungeschlechtlicher Vermehrung unterscheiden und beruft sich auf die individuellen Alterserscheinungen, die in der Veränderung der Blattnervatur nachgewiesen worden sind. Dagegen kann man einwenden, daß die „künstliche" Vermehrung doch nur natürliche Vorgänge oder Fähigkeiten benutzt und der ganze Unterschied bei der Ablegerpflanzung in der künstlichen Abtrennung des Ablegers von der Mutterpflanze besteht. Daß Eigenschaften individuellen Alterns durch Stecklinge und Pfropfreiser übertragen werden, ist bekannt und wird in der Praxis bei der Auswahl des Schnittholzes stets berücksichtigt. Auf der Beibehaltung der individuellen Eigenschaften beruht die Bevorzugung der ungeschlechtlichen Vermehrung, die man geradezu als Verjüngung bezeichnet, der man also erfahrungsmäßig den entgegengesetzten Einfluß zuschreibt.

Auch Bijhouwer faßt sein Urteil dahin zusammen, daß alle untersuchten Fälle von Degeneration (mit Ausnahme des ungeklärten Falles von *Elodea*) in den letzten Jahrzehnten als durch Krankheiten, ungünstige Außeneinflüsse oder Kulturfehler verursacht erklärt werden konnten und die Arbeitshypothese der Senilität bei Pflanzenklonen dadurch überflüssig geworden ist.

Da die Krankheiten, seien es parasitäre Infektionen oder Schädigungen durch unbelebte Einflüsse, Vorgänge *sui generis* sind und die Fälle, wo solche nachweislich vorliegen, als Ursachen der Degeneration ausscheiden müssen, bleiben als gemeinsamer Charakter der Degeneration deren örtliche Begrenztheit, die schon in der oben wiedergegebenen Definition von van den Broek und Schenk ausgesprochen ist, und die Reversibilität übrig. Die Erfahrung lehrt, daß Sorten, die an einem Anbauort degenerieren, in ihrer ursprünglichen Heimat oder in anderen Gegenden gesund bleiben. Ebenso weiß man, daß degenerierende Sorten nach Verbringung an einen ihnen zusagenden Standort sich wieder „erholen" und ihre ursprünglichen Eigenschaften wieder erlangen (Höhenkur). Die Ursache der Degeneration ist somit im Standort zu suchen. Mit Standortseinflüssen läßt sich der ganze Fragenkomplex, der nach Ausscheidung der Krankheiten übrig bleibt, aufklären. Da eigentliche Degeneration nicht mehr in Frage kommt, ist hierfür die Bezeichnung ökologischer Abbau aufgenommen worden, die sich rasch eingeführt hat. Wir fassen diesen Abbau als eine Standortsmodifikation auf, die an der Grenze des Pathologischen, der Schädigung, liegt und diese vielfach auch überschreitet. Die Veränderlichkeit der Pflanzen unter dem Einfluß der Außenfaktoren ist im vorstehenden schon beschrieben worden, so daß hier nur noch die besonderen Vorgänge beim Abbau zu erörtern sind.

Die ökologische Erklärung des Abbauproblems ist an sich nicht neu und hat immer einzelne Vertreter gefunden, sie hat sich aber früher nicht durchgesetzt,

da es einerseits an einer eingehenden Begründung fehlte und andererseits die Erkennung und einseitige Untersuchung bestimmter Krankheiten, wie der *Phytophthora* und später der Blattrollkrankheit, von der Bearbeitung ablenkte. Wir erwähnen von vielen Beispielen zunächst Sorauer[1]): „Solche unzweckmäßige Entwicklung ist aber nur Anpassungserscheinung des Organismus an extrem zur Wirkung gelangende, ungünstigen Einfluß ausübende Ernährungsfaktoren, welche korrigiert werden können . . . eine wirkliche Degeneration ist nicht nachweisbar." Sodann haben Ehrenberg[2]) und anschließend Tuckermann[3]) die Abbaufrage und die einzelnen Faktoren des Standortseinflusses eingehend untersucht und den „biologischen" Abbau begründet. Ihre Arbeiten haben aber nicht die verdiente Beachtung gefunden und sind 20 Jahre lang ohne Wirkung geblieben. Von der pflanzengeographischen Betrachtungsweise ausgehend, um noch ein Beispiel anzuführen, ist dann auch Werneck-Willigrain[4]) zu derselben Auffassung gekommen: „Gelangt eine Sorte in das ökologische Minimum, d. h. steht sie unter äußeren Bedingungen, welche für sie vom pflanzengeographischen Standpunkte aus völlig fremde sind, unter welchen sie nicht ihre Rasseneigenschaften festhalten kann, so degeneriert sie, baut sich ab."

Es sind Faktoren des Klimas und des Bodens, die den Abbau auslösen. Je weniger die Standortsverhältnisse mit den Ansprüchen übereinstimmen, welche die Pflanze nach der durch ihre Urheimat oder die Sorte durch ihre Entstehung bedingten Konstitution stellt, um so stärker müssen sich diese Einflüsse geltend machen, und treten die bis dahin unbekannten Schwächen der Konstitution hervor. Hierauf hat Costantin[5]) seine Theorie der „Höhenkur" der Pflanzen aufgebaut. Er geht davon aus, daß die Veränderungen durch Ortswechsel, Kulturmethoden usw. Degeneration und Verlust der Krankheitsresistenz zur Folge haben. Wenn solche Pflanzen ursprünglich in Höhenlagen heimisch sind, werden sie unter dem Einfluß der verschiedenen Faktoren des Höhenklimas wie Kühle, geringerer Luftdruck und ultraviolette Strahlen, wieder zur Norm zurückkehren. Auch hier ist an die Erfahrung zu erinnern, daß die Pflanzen in ihrem klimatischen Optimum am unabhängigsten von Bodenunterschieden sind, aber je mehr sie sich davon entfernen, um so mehr von ungünstigen Bodenverhältnissen betroffen werden. Die wichtigste Rolle spielt dabei das Zusammenwirken von Klima und Boden auf den Wasserhaushalt der Pflanze; die Reaktionen sind zunächst Anpassungen z. B. im Stoffwechsel und der Transpiration, die sich in Herabsetzung von Wuchskräftigkeit und Ertrag äußern können, ohne schon Schädigungen zu bedeuten. In diesem Stadium sind die Erscheinungen noch reversibel, Zurückbringung einer Kultur an den günstigeren An-

[1]) Sorauer, P., Die Schäden der Kulturpflanzen. Berlin 1888. S. 12.

[2]) Ehrenberg, P., Der Abbau der Kartoffel. Landw. Jahrbücher 33, 1904, 859—915.

[3]) Tuckermann, R., Beitrag zur Frage des Abbaues der Kartoffel. Mitt. landw. Inst. Univ. Breslau 3, 1906, 55ff.

[4]) Werneck-Willigrain, H. L., Der Sortenbau auf pflanzengeographischer Grundlage. Angew. Bot. 4, 1922, 161—173.

[5]) Costantin, J., La cure d'altitude, son emploi et son efficacité en pathologie végétale. Essai d'une théorie de ce phénomène. Ann. Sci. Nat., Bot. Sér. X, 9, 1927, 299—364. (Zit. nach Rev. appl. mycol. 7, 1928, 403.)

bauort beseitigt sie wieder („Kartoffelsanatorien" Hiltners); sie werden aber bei längerer Dauer oder größerer Intensität der ungünstigen Einwirkung zu irreversiblen Schädigungen. Die Reaktion der Pflanze wird wohl am besten durch Vergleich mit entgegengesetzt wirkenden Einflüssen bei den Kulturpflanzen beleuchtet; die Ertragssteigerung durch Düngung, Bewässerung und andere Kulturmaßnahmen ist nichts anderes als das Gegenstück der mit dem Abbau verbundenen Erscheinungen. Ein besonders feiner Indikator der Umweltsbeeinflussung und damit zugleich ein Beispiel der Einzelwirkung des Abbaues ist das Aroma der Pflanzen. Veränderungen bzw. Verlust des Aromas werden häufig beim Nachbau unter anderen klimatischen Bedingungen beobachtet, wie umgekehrt die Höchstleistungen eine sehr enge Bindung an den Standort aufweisen.

Bis hierher handelt es sich um Vorgänge, die bei jeder Kultur zu beobachten sind und die man an sich noch nicht als Abbau bezeichnet. Das Besondere des Abbaues ist die im Verlaufe der Generationen sich steigernde Wirkung der Außenfaktoren, und hierin liegt die Bedeutung der ungeschlechtlichen Vermehrung für den Abbau. Der erst nur modifizierende, dann schädigende Einfluß tritt hier stärker zutage, weil durch diese Vermehrungsweise außer der sogenannten Nachwirkung auch eine direkte Übertragung der eingetretenen Veränderungen auf die Nachkommen stattfindet und die Fortdauer der Einwirkungen besonders bei einjährigen Pflanzen die Wirkungen steigert. Die Ausschaltung der erworbenen Eigenschaften durch die geschlechtliche Fortpflanzung tritt hier nicht ein.

Nach dem Gesagten muß der Abbau, wenn auch mit weniger starker Kumulierung, auch bei nicht vegetativ vermehrten Pflanzen vorkommen. Er ist daher z. B. bei Getreidesorten beschrieben worden und hier in erster Linie bei den selbstbefruchtenden (Weizen, Hafer, Gerste) untersucht, bei denen die Bastardierungsmöglichkeit durch Fremdbefruchtung wegfällt. So sind bei Sommerhafer Unterschiede in Korngröße und Korngewicht und in bezug auf den Spelzenanteil nachgewiesen, die mit der größeren klimatischen Differenz des Herkunftsgebietes zunahmen[1]); bei Gerste wurde eine stärkere Anfälligkeit der Absaat für Brand beobachtet.[2]) Werneck-Willigrain hat seine pflanzengeographischen Untersuchungen am Roggen ausgeführt.

Viele Beispiele von Sortenrückgang, unter anderem bei Obstbäumen, lassen sich als ökologischer Abbau restlos erklären. In den meisten anderen Fällen wird nur solange eine Degeneration vermutet, bis die Erscheinungen als Krankheiten erkannt sind, deren Ausbreitung allerdings oft eine besonders enge Abhängigkeit von Standortseinflüssen zeigt. Bei dem Beispiel des Absterbens der Pyramidenpappeln fehlt leider eine Untersuchung des späteren Verlaufes und des klimatischen Zusammenhanges. So kann man nur feststellen, daß das in den achtziger Jahren des vorigen Jahrhunderts verbreitete Pappelsterben längst

[1]) Mader, W., Abbauerscheinungen bei Sommerhafer unter dem Einfluß der natürlichen Lebensbedingungen. Fortschr. Landw. **2**, 1927, 757—764.

[2]) Lefeldt, H., Beitrag zur Kenntnis der Abbauerscheinungen bei Gerste auf Grund von Beobachtungen und Untersuchungen an sechs Gerstensorten. Pflanzenbau **2**, 1925/26, 39—43.

aufgehört hat. Vielleicht werfen die Untersuchungen über die neuerdings in Frankreich wieder auftretende Pappelkrankheit auch auf den früheren Fall neues Licht.

Wir sind bisher auf das wichtigste Beispiel des Abbaues, den Kartoffelabbau, nicht eingegangen, weil er im speziellen Teil dieses Bandes noch zu erörtern sein wird. Die Untersuchungen von Merkenschlager und seinen Mitarbeitern und andere neuere Arbeiten auf Grund der ökologischen Abbautheorie haben die Einzelheiten der Vorgänge weitgehend geklärt und die Theorie bestätigt. Zu erörtern bleibt hier aber noch, gerade in Hinsicht des Kartoffelabbaues, das Verhältnis von Abbau und Krankheiten. Der Abbau kann, wie erwähnt, bei andauernder Einwirkung ungünstiger Außenfaktoren in einer unmittelbaren Schädigung liegen, also sich selbst als Krankheit äußern, er kann aber auch eine Prädisposition für die Erkrankung schaffen, die am klarsten bei parasitären Krankheiten zutage tritt und bei den nichtparasitären oft schwer von der unmittelbaren Schädigung zu trennen ist (z. B. Frostschäden, Dürreschäden). Ganz besondere Schwierigkeiten bietet hier der Kartoffelabbau durch die weitgehende Übereinstimmung der Funktionsstörungen und Symptome bei den hier in Betracht kommenden Krankheiten, besonders der Blattrollkrankheit.

Unentschieden ist gegenwärtig noch das Verhältnis von ökologischem Abbau und den Viruskrankheiten der Kartoffel überhaupt. Während die deutschen Untersuchungen den Abbauvorgang ohne Berücksichtigung der Viruskrankheiten physiologisch völlig erklärt haben, steht man in anderen Ländern, besonders in Holland, auf dem Standpunkt, daß die Viruskrankheiten die einzige Ursache des Abbaues sind. Man hat dafür den Namen Abbaukrankheiten — *degeneration diseases* —, und die Untersuchungen befassen sich lediglich mit der Unterscheidung dieser Krankheiten, ihrer Übertragung usw. (vgl. das Kapitel über Viruskrankheiten). Die Möglichkeit des Zustandekommens von Abbau durch Umwelteinflüsse wird den Krankheiten gegenüber nicht berücksichtigt, wenn auch nicht immer grundsätzlich abgelehnt. So äußert sich Folsom[1]), daß die vergleichenden Untersuchungen sich auf Sorte, nachweisliche Krankheiten, Bodenverhältnisse, Klima, Düngung usw. erstrecken müssen, während er andererseits berichtet[2]), daß seit 1923 die neue Kenntnis der Degenerationskrankheiten die Annahme begründet erscheinen ließ, daß viele und vielleicht alle bisher bekannten Unterschiede zwischen Handelsherkünften und biologischen Linien die Folge des Gehaltes an Degenerationskrankheiten seien; die Untersuchung hat sich daher praktisch nur auf die Viruskrankheiten erstreckt. Dagegen formuliert K. M. Smith[3]) ausdrücklich die reine Virustheorie: „Es war seit langem bekannt, daß eine Kartoffelsorte, wenn sie am gleichen Ort Jahr für Jahr ohne Saatwechsel gezogen wird, schrittweise ‚degeneriert', bis sie durch eine neue Zucht oder Sorte ersetzt werden muß. Es steht jetzt fest, daß diese

[1]) Folsom, D., Comparison of „healthy" Green Mountain strains and tuber lines in Maine. Proc. Potato Assoc. America, Dec. 1930, 134—140.

[2]) Folsom, D., Owen, F. V., and Smith, H. G., Comparisons of apparently healthy strains and tuber lines of potatoes. Maine Agric. Exp. Stat. Oronto, Bull. 358, 1931.

[3]) Smith, K. M., Insects in relation to potato virus diseases. Journ. Min. Agric., London, 37, 1930, 224—232.

‚Degeneration' der Kartoffel eine Folge der Ansteckung mit einem oder mehreren Vira und nicht lediglich der andauernden Fortpflanzung der gleichen Zucht ist. Es liegt wahrscheinlich kein Grund vor, weshalb eine Kartoffelsorte nicht unbegrenzt lange aus ihrer eigenen ‚Saat' am gleichen Orte sollte gezogen werden können, wenn der Virusfaktor ausgeschaltet werden könnte."

Ein Ausgleich zwischen den beiden widerstreitenden Auffassungen des Kartoffelabbaues ist bisher nicht erreicht und noch kaum versucht worden. In welcher Richtung er gesucht werden kann, hat E. Köhler[1]) erörtert. Er weist auf die Unterscheidung von abbaufördernden, indifferenten und abbauwidrigen Lagen hin, welche gleichlaufende Unterschiede in bezug auf Verseuchung mit Viruskrankheiten bzw. Gesundung des virusdurchsetzten Bestandes aufweisen, und sieht demnach die Ursache des Abbaues in einer Prädisposition für die Krankheiten. „Diese umweltbedingte Veränderung der Körperverfassung wäre aber noch nicht der Abbau, sondern lediglich die Voraussetzung für die Vermehrungsfähigkeit des Virus, das seinerseits die Abbauerscheinungen erst verursacht." Die Möglichkeit eines Abbaues ohne Eingreifen von Viruskrankheiten lediglich als Standortsmodifikation wird aber auch von Köhler zugegeben. Demgegenüber liegt eine unmittelbare Beziehung zwischen Abbau und Virosen einem Erklärungsversuch von Costantin[2]) zugrunde. Seine oben erwähnte Theorie der „Höhenkur" bezieht sich zunächst auf die Serehkrankheit des Zuckerrohrs, die weitgehende Ähnlichkeit mit den „Abbaukrankheiten" der Kartoffel aufweist. Er nimmt an, die Serehpflanzen könnten, wenn sie durch Zurückbringen in das Gebirge wieder gekräftigt sind, Antigene produzieren, die in der Nachkommenschaft in niedrigen Lagen das Virus neutralisieren.

Immunität und Resistenz[3])

„Man bezeichnet eine Pflanze als widerstandsfähig oder immun gegen einen bestimmten Schadenerreger, wenn dieser nicht imstande ist, sie krank zu machen oder nachteilige Wirkungen irgendwelcher Art auf sie auszuüben" (Molz[4]), S. 122). Der Begriff der Immunität bezieht sich im allgemeinen auf das

[1]) Köhler, E., Stellungnahme zum Problem des Kartoffelabbaues. Kartoffel **10**, 1930, 159—160.

[2]) Costantin, J., Essai d'une théorie de la cure d'altitude. Compt. rend. Ac. Sci., Paris **185** (I), 1927, 14—16.

[3]) Allgemeines über Immunität:

Carbone, D., e Arnaudi, C., L'immunità nelle piante. Milano 1930.

De Tomasi, J. A., Immunity in plants. Phytopathology **22**, 1932, 95—102.

Gäumann, E., Das Problem der Immunität im Pflanzenreich. Beibl. Nr. 15 der Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich **73** (1928), 450—468.

Köhler, E., Die Resistenzfrage im Lichte neuerer Forschungsergebnisse. Zentralbl. Bakt. II. Abt. **78**, 1929, 222—241; Die Immunitätsfrage im Lichte neuer Forschung. Mitt. der D. L. G. **45**, 1930, 687—689, 709—711.

Nobécourt, P., Contribution à l'étude de l'immunité chez les végétaux. 2. édit. Tunis 1928.

Tobler, F., Untersuchungen und Betrachtungen über Immunität und Immunisierung im Pflanzenreich. Naturwissenschaften **19**, 1931, 413—416.

Vavilov, N., Immunity of plants to infectious diseases, Moskau 1919 (Russ. m. engl. Resumé).

[4]) Molz, E., Über die Züchtung widerstandsfähiger Sorten unserer Kulturpflanzen. Zeitschr. Pflanzenzüchtg. **5**, 1917, 121—244 (u. Berlin 1917).

Verhalten gegenüber pathogenen Parasiten (Bakterien, Pilze, Insekten usw.), doch ist das Verhalten gegenüber nichtparasitären Krankheiten in ganz übereinstimmenden Eigenschaften der Pflanzen und Unterschieden der Sorten begründet, so daß man hier auch von Immunität sprechen kann; im besonderen ist die Immunitäts- oder Resistenzzüchtung auch gegen nichtparasitäre Krankheiten gerichtet.

Die neueren Anschauungen über die Immunität sind von verschiedenen Forschungsrichtungen entwickelt worden. Auf medizinischer Seite gehen sie von der Bakteriologie aus und beruhen hauptsächlich auf der serologischen Erforschung der erworbenen oder induzierten Immunität, die in der Pflanzenpathologie bisher nur eine theoretische Bedeutung hat. Bei den Pflanzenkrankheiten hat die Untersuchung der Pilze — auch der Bakterien — zum Ausbau einer pflanzlichen Immunitätslehre geführt, in der neuerdings die genetischen Grundlagen des verschiedenen Verhaltens der Pflanzen besonders eingehend bearbeitet werden. Auch vom entomologischen Gebiet aus liegen Darstellungen der Immunität vor, die sich nahe an die mykologischen anschließen. Eine einheitliche Immunitätslehre und insbesondere eine klare Terminologie sind aber bei der Verschiedenheit dieser Richtungen nicht ausgegebildet worden. Auch Erörterungen von Hecht[1]) sind zu fragmentarisch, um eine wesentliche Klärung der Terminologie bringen zu können. Wir werden dem Folgenden vorwiegend die Darstellung von Wawilow zugrunde legen.

Wawilow, der von den Infektionskrankheiten der Pflanzen ausgeht und dabei ganz besonders die Rostpilze berücksichtigt, unterscheidet zunächst eine natürliche spezifische Immunität gegen bestimmte Krankheiten und eine erworbene Immunität und befaßt sich ausschließlich mit der ersteren, auf der die sogenannte Immunitätszüchtung beruht. Der Begriff der Immunität (= Unanfälligkeit für Parasiten, Unempfänglichkeit für Krankheiten) wird nicht immer genügend scharf gegen den Begriff der Widerstandsfähigkeit oder Resistenz abgegrenzt. „Immunität beruht auf der Tatsache, daß zwischen einem Wirte und einem Parasiten, bei Pflanzen zwischen einem autotrophen und einem heterotrophen Organismus überhaupt keine Beziehung besteht, bezeichnet also die Negation einer biologischen Wechselwirkung" (Zweigelt[2]), S. 554). Die Immunität bedeutet demnach ein in der Konstitution der Pflanze gegebenes, genotypisch bestimmtes Verhalten das man auch als Immunität *a priori* (Zweigelt), passive (Börner[3]), 1928, vgl. dagegen nachstehend Wawilow) oder unbedingte Immunität (Molz) bezeichnen kann, also eine absolute, negative Eigenschaft, die sich nicht in Grade abstufen läßt; die Resistenz ist dagegen ebenso wie die Anfälligkeit (Empfänglichkeit, *susceptibility*), wie die Erfahrung lehrt, eine relative und positive Eigenschaft ganz verschiedener Abstufung. Resistenz ist die Gesamtheit derjenigen konstitutionellen Eigenschaften der Wirtspflanze, die die Wirksamkeit des Parasiten hemmen.

---

[1]) Hecht, O., Über die Verwendung immunbiologischer Begriffe in der Phytopathologie. Biol. Zentralbl. 51, 1931, 708—717.

[2]) Zweigelt, F., Blattlausgallen (Monogr. ang. Ent. Nr. 11), Berlin 1931.

[3]) Boerner, C., Immunität von Pflanzen gegen tierische wie pflanzliche Parasiten. Anz. Schädl.kd. 4, 1928, 92—93; Immunität. In: K. Müller, Weinbaulexikon, Berlin 1930.

Die Schwierigkeit der Abgrenzung liegt darin, daß auch die Immunität nach dem bisherigen Sprachgebrauch in geeigneten Fällen modifiziert, d. h. mehr oder minder aufgehoben sein kann, wenn sie auf phänotypisch veränderlichen Eigenschaften beruht. Sie gehört dann zum dispositionellen, sonst aber zum konstitutionellen Verhalten. Anfälligkeit und Resistenz stehen beide der Immunität gegenüber und lassen sich nach Köhler (1929) unter dem Begriff der Affinität zusammenfassen. Wenn man die Bezeichnung Immunität streng auf den ursprünglichen Sinn des Wortes beschränkt (*immunitas* = das Freisein von etwas) — was aber praktisch bei der Vieldeutigkeit, die der Begriff im Laufe der Zeit erlangt hat, kaum durchzuführen ist —, kann man folgendes Schema der verschiedenen Verhaltensweise der Pflanze gegen Parasiten aufstellen:

I. Immunität = Unanfälligkeit für Parasiten, Unempfänglichkeit für Krankheiten (natürliche Immunität). Kein symbiontisches Verhältnis von Wirt und Parasit.

II. Affinität = Möglichkeit der Wechselwirkung zwischen Wirt und Parasit. Eignung zu Befall, Besiedlung, Erkrankung. Reizwirkung des Wirtes auf den Parasiten.

1. Anfälligkeit, Empfänglichkeit. Graduell verschiedene Förderung des Parasiten von seiten der Nährpflanze.

2. Resistenz, Widerstandsfähigkeit. Gesamtheit der konstitutionellen Eigenschaften, die die Wirksamkeit des Parasiten hemmen; setzt die Angriffsfähigkeit des Parasiten voraus. Extreme sind: Ausbleiben der Erkrankung bei toleriertem Parasitismus (Raumparasitismus) oder Symbiose, anderseits bei extremem Verlauf der Resistenzreaktion, die den Parasiten abtötet (scheinbare Immunität, Feldimmunität).

a) Natürliche Resistenz, als Eindringungs- und Ausbreitungsresistenz.
Faktoren der Resistenz:
Morphologische oder mechanische, durch Kutikula, Behaarung (Epithel) usw.
Physiologische:
chemische Resistenz durch chemisch definierte Substanzen, Schutzstoffe (= passive Resistenz, die die mechanische einschließt).
Resistenzreaktionen = aktive Resistenz,
α) humorale Reaktionen durch ursprünglich vorhandene Schutzkörper (Normalagglutinine, Normalpräzipitine); Lähmung und Auflösung des Parasiten.
β) histogene Reaktionen: Neubildungen und Nekrosen (Phagozytose).

b) Erworbene Resistenz (erworbene Immunität).
Erworbene aktive Resistenz oder Immunität durch selbst erzeugte Schutzkörper: Antitoxine; Antikörper (Agglutinine, Präzipitine, Lysine).
Erworbene passive Resistenz oder Immunität, induzierte Immunität; künstliche Immunisierung durch übertragene Schutzstoffe.

Die von Gäumann (1928) gegebene Definition der Immunität: „Die Widerstandsfähigkeit einer Wirtspflanze, d. h. ihre Fähigkeit, dem Angriff eines bestimmten Parasiten vorzubeugen oder, wenn er trotzdem erfolgt ist, ihn nachträglich zu hemmen und abzudämmen, bezeichnen wir global als Immunität", halten wir mit Zweigelt für eine Definition der Resistenz und nicht der Immunität. Gäumann selbst unterscheidet daher eine dispositionell beeinflußbare, wechselnde Immunität, die er „dynamische" Immunität nennt, welche sich in Abwehrerscheinungen äußert, gegenüber der konstitutionell gegebenen „statischen" Immunität, und betont damit ebenfalls den wesentlichen Unterschied zwischen Immunität und Resistenz. Carbone (1930, S. 8) führt dagegen den Ausdruck *refrattarietà* (refraktäres Verhalten, *refractoriness*) für die Unmöglichkeit irgendeiner symbiontischen Beziehung ein und will dann unter

Immunität die aktive Verhinderung einer pathogenen Wirksamkeit des Symbionten, also die Resistenz verstanden wissen; letzteres entspricht zwar weitgehend dem Sprachgebrauch, aber nicht dem Sinn des Wortes Immunität.

Das symbiontische Verhältnis führt auch tatsächlich nach zwei entgegengesetzten Seiten zu einer Art von Immunität; an einem Ende steht die Abschwächung der pathogenen Wirksamkeit des Erregers bis zur „geduldeten" Symbiose oder dem „Raumparasitismus" ohne sichtbare Schädigung des Wirtes, am anderen Ende die extreme Steigerung der Abwehrreaktion (Überempfindlichkeit), die den Parasiten abtötet, ehe äußerlich sichtbare Krankheitserscheinungen eintreten. Fischer und Gäumann[1]) möchten den Ausdruck Immunität auf die ihm von der Humanmedizin gegebenen Grenzen beschränken und ihm auf dem Gebiete der Pflanzenpathologie (wo die Widerstandsfähigkeit eine vorwiegend passive Eigenschaft ist) den Ausdruck Resistenz gegenüberstellen. „Unter Resistenz verstehen wir diejenige Widerstandsfähigkeit, die der Wirt schon vor dem Angriffe des Parasiten, also gewissermaßen ‚von Natur aus', besaß. Unter Immunität verstehen wir dagegen diejenige Widerstandsfähigkeit, die der Wirt unter dem Angriffe des Parasiten erst erworben hat; ferner rechnen wir zu ihr jene Fälle der Widerstandsfähigkeit, die darin bestehen, daß der infizierte Körper auf die Krankheitserreger gar nicht reagiert oder sich an sie gewöhnt hat."

Praktische Bedeutung hat demnach nur die Resistenz. Auf seiten der Parasiten entspricht der Immunität die absolute Angriffsunfähigkeit (z. B. der Getreideroste gegen Apfelbäume); der Resistenz entspricht die Virulenz = Pathogenität als Grad der parasitischen Befähigung und der pathogenen Wirksamkeit; der Anfälligkeit entspricht die Aggressivität oder Angriffsfähigkeit (Infektiosität) als parasitische Befähigung schlechthin.

Das Wesen der Immunität. Als Ursachen der natürlichen oder spezifischen Immunität unterscheidet Wawilow mechanische oder passive und physiologische oder aktive Immunität (vgl. aber hierzu unter „erworbene" Immunität). Die mechanische (morphologische) Immunität besteht in Infektionshindernissen im Bau der Pflanze, z. B. Kutikularisierung und Dicke der Kutikula, in der Beschaffenheit der Spaltöffnungen, in geschlossenen Blüten oder Spelzen, der Behaarung usw. Zweigelt (557) nennt sie Pseudoimmunität, weil es unwahrscheinlich sei, daß mechanische Hindernisse existieren, die einen an eine bestimmte Nährpflanze angepaßten Pilz abhalten, und rechnet sie zu den Fällen, in denen eine Pflanze durch äußere Umstände den Angriffen des Parasiten entzogen ist (z. B. Immunsande und Reblaus), wo also in Wirklichkeit keine Immunität vorliegt.

Zur physiologischen Immunität rechnet Wawilow nur die aktive Resistenz, bei welcher eine Infektion eintritt und dann erst die Ausbreitung des Krankheitserregers von der Pflanze gehemmt wird. Wir ziehen es vor, nur morphologische oder äußere und physiologische oder innere Faktoren der Resistenz ohne Rücksicht auf die Infektionsmöglichkeit zu unterscheiden (vgl. Lepik[2])), da dann

[1]) Biologie der pflanzenbewohnenden parasitischen Pilze. Jena 1929 (S. 6).

[2]) Lepik, E., Anatomische Untersuchungen über die durch Plasmopara viticola erzeugten Subinfektionen. Zeitschr. Pflanzenkr. 41, 1931, 228—240.

in die letztere auch die physiologisch bedingte passive Resistenz einbezogen werden kann. Sie umfaßt somit die bisher chemisch genannte, durch vorhandene Schutzstoffe der Pflanze bedingte passive Resistenz (Gerbstoffe, Säure, ätherische Öle usw.) und die aktiven Resistenzreaktionen, die in Lähmung oder Auflösung des Parasiten (Phagozytose) und in Nekrosen oder Neubildungen, welche den Parasiten abschließen, bestehen können (humorale und histogene Reaktionen).

Die Abstufungen der Resistenz bzw. Anfälligkeit werden nach der von Eriksson für die Rostpilze aufgestellten Skala, die sich entsprechend auch auf sonstigen Parasitenbefall anwenden läßt und ebenso in Beziehung zur Abschätzung des verursachten Schadens gesetzt werden kann, in 5 Grade eingeteilt: 0 = ganz immun, 1 = sehr resistent, 2 = resistent, 3 = schwach resistent, 4 = sehr anfällig (vgl. die Farbentafel bei Wawilow). Die verschiedene Widerstandsfähigkeit, soweit sie individuell und zeitlich wechselt, ist umweltbedingt und fällt also mit der Prädisposition der Pflanze zusammen. Doch muß dabei stets berücksichtigt werden, daß der gleiche Effekt der Außenfaktoren auch durch Beeinflussung der Disposition der Parasiten zustande kommen kann. Dieselbe Einteilung wird als Skala des Befallstypus nach Stakman und Levine seit 1922 für den Nachweis der Rostbiotypen verwendet (vgl. Scheibe[1]); das. 2 Farbentafeln). Dabei wird der Typ 0 nur als hoch resistent bezeichnet, da hier ebenfalls Infektionen stattfinden, wenn auch der Parasit keine Vermehrungsorgane ausbilden kann; es handelt sich um sogenannte praktische Immunität oder Feldimmunität. Scheibe bemerkt sehr richtig, daß die Skala nur Resistenz- bzw. Anfälligkeitsgrade umfaßt und ihr als Ausdruck für eigentliche Immunität noch ein weiterer Grad I = immun vorangestellt werden müßte. Im einzelnen gliedert sich diese Skala in nachfolgender Weise wie bei Wawilow, wobei die Resistenzreaktion sehr deutlich in Erscheinung tritt:

0 = Hoch resistent:	Keinerlei Uredo-Entwicklung. Chlorotische oder nekrotische Flecke mehr oder weniger deutlich sichtbar.
1 = Stark resistent:	Uredopustel vereinzelt und immer in nekrotischen Flecken. Häufig kleine nekrotische Flecke bzw. auch größere zusammenhängende nekrotische Zonen ohne jegliche Uredo-Ausbildung.
2 = Fast resistent:	Reichlichere Uredo-Entwicklung, die Pustel von mittlerer Größe, immer in nekrotischen oder aber chlorotischen Flecken. Nekrotische Flecken selten ohne Uredo.
3 = Anfällig:	Zahlreiche Uredopustel, die Uredo von mittlerer Größe. Keine Nekrosis, aber meist starke Chlorose in und um die ganze Befallszone.
4 = Stark anfällig:	Uredo sehr zahlreich, groß und zusammenlaufend. Weder Nekrose noch Chlorose um die Pustellager.

Spezialisation der Immunität. Wie bei den Parasiten die verschiedensten Grade der Spezialisation vorkommen, so ist auch dementsprechend die Widerstandsfähigkeit bei den Pflanzen verschieden spezialisiert. Daher entscheidet der Spezialisationsgrad eines Parasiten über das Vorkommen immuner Varietäten. Da die parasitischen Pilze meist auf bestimmte Gattungen und Arten als Wirte beschränkt sind, ist die häufigste Immunität der Pflanzen die Gattungsimmunität;

[1]) Scheibe, A., Studien zum Weizenbraunrost, Puccinia triticina Erikss., I. Arb. Biol. Reichsanst. 16, 1928, 575—608.

daneben unterscheidet man Arten-, Sorten-, Linien- und Individualimmunität. Je geringer die Spezialisation auf Gattungen und Arten ist, um so geringer ist auch die Wahrscheinlichkeit, daß immune Varietäten vorkommen, und umgekehrt läßt enge Spezialisierung des Parasiten die Existenz immuner Varietäten vermuten, wie die Beispiele von Rost- und Brandpilzen und Erysipheen zeigen. Ferner verhalten sich gleiche Varietäten sehr oft ähnlich gegen gleich spezialisierte Parasiten, nicht aber gegen verschieden eng spezialisierte Parasiten. So sind die amerikanischen Rebsorten alle immun gegen *Plasmopara viticola*, *Uncinula necator* und *Manginia ampelina*, während alle europäischen Sorten für diese Krankheiten anfällig sind.

Auf Grund dieser Spezialisationsverhältnisse hat Wawilow die Immunität als physiologisches Merkmal für die Abstammungs- und Verwandtschaftsbeziehungen der Pflanzen verwendet. Die Immunität leistet für phylogenetische Zwecke dieselben Dienste wie das Verhalten bei der Bastardierung und wie die Serumreaktion oder die zytologische Untersuchung und gibt damit auch Hinweise auf die Möglichkeit von Kreuzungen in der praktischen Pflanzenzüchtung. Für diese sind hauptsächlich zwei Gesichtspunkte maßgebend: der Spezialisationsgrad des Parasiten, von dem es abhängt, ob man immune Sorten finden kann, und die genetische Verwandtschaft der in Frage kommenden Sorten. Je größer ihre genetische Verschiedenheit ist, um so mehr besteht Aussicht, daß sich immune darunter finden, je weniger differenziert sie sind, um so geringer ist die Wahrscheinlichkeit des Erfolges.

Temporäre oder zeitweilige Immunität ist die bekannte Tatsache, daß die Pflanzen und ihre Organe meist nur in bestimmten Altersstadien für bestimmte Krankheiten anfällig bzw. gegen sie immun sind. Hierher gehören die Keimlingskrankheiten; ferner befallen manche Parasiten nur junge oder nur alte, absterbende Blätter und ebenso werden Früchte oft nur in bestimmten Reifegraden von einzelnen Parasiten befallen. Die Ursachen liegen teilweise in morphologischen, häufiger wohl in physiologischen Veränderungen während des Wachstums.

Bei der Immunität gegen Insekten liegen die gleichen Verhältnisse vor. Insbesondere besteht, wie Börner (1928) gezeigt hat, eine genaue Übereinstimmung in den Abstufungen der Resistenzreaktion zwischen der Reblaus und den Rostpilzen. Demzufolge können auch dieselben Schlüsse aus dem Verhalten der Wirtspflanze auf die Spezialisation des Parasiten gezogen werden und ergeben sich dieselben Folgerungen für die Immunitätszüchtung. Im Falle der Reblaus ist auch die Immunität seit langem viel schärfer von der Resistenz unterschieden worden als bei den pilzlichen Parasiten, indem man den immunen Sorten, an denen die Reblaus sich nicht entwickeln und fortpflanzen kann, die resistenten gegenüberstellte, die dauernd von der Reblaus besiedelt werden, aber nicht oder nur wenig unter dem Befall leiden.[1])

Das Vorkommen verschiedener Immunitätsgrade ist auch gegenüber einem phanerogamen Halbparasiten festgestellt. Heinricher[2]) unterscheidet nach

[1]) Über Immunität von Insekten gegen ihre Parasiten vgl. Zwölfer, W., Zur Kenntnis der Immunität bei Insekten. Zeitschr. ang. Entomol. 17, 1930, 189—191.

[2]) Heinricher, E., Allmähliches Immunwerden gegen Mistelbefall. Planta (Arch. wiss. Bot.) 7, 1929, 165—173.

seinen Untersuchungen über das Verhalten des Birnbaumes gegen die Mistel 1. echt immune (natürlich immune) Bäume, auf denen die Mistelkeime, ohne irgendwelche Erkrankungserscheinungen hervorzurufen, ohne einzudringen, absterben; 2. unecht immune, bei denen die Mistelkeime infolge Giftwirkung einen Krankheitszustand hervorrufen, der sich in starken Reaktionen äußert. Durch sie wird auch auf diesen Rassen das Aufkommen der Misteln verhindert; 3. nicht immune; solche Birnbäume gestatten das Aufkommen von Mistelpflanzen, ohne daß, wenigstens zunächst, Reaktionen auf Giftwirkung zutage treten. Auch hier sind also die typischen Verhaltensweisen: Immunität, Resistenz und Anfälligkeit, vertreten.

Erworbene Immunität und künstliche Immunisierung.[1]) Das Vorkommen erworbener Immunität im Pflanzenreiche war lange Zeit fraglich und ist erst durch neuere Untersuchungen einigermaßen klargestellt worden. Die Erscheinung ist früher ausschließlich an Mensch und Tier untersucht worden, wo die erworbene Immunität eine bekannte Tatsache ist. Sie bedeutet, daß ein Organismus nach einer überstandenen Infektionskrankheit gegen eine neue Infektion mit demselben Erreger geschützt ist. In der Medizin wird dabei noch zwischen erworbener aktiver Immunität, die der Körper durch selbsterzeugte Schutzstoffe erwirbt, und erworbener passiver Immunität (= induzierte Immunität, Übertragungsimmunität, künstliche Immunisierung) durch zugeführte Immunstoffe unterschieden. Die Schwierigkeiten des Nachweises bei den Pflanzen beruhen hauptsächlich darauf, daß hier der Kampf zwischen den Ausscheidungen von Wirt und Parasit viel enger lokalisiert ist; im Prinzip darf man wohl bei den Pflanzenzellen dieselben Infektionsreaktionen annehmen wie bei den tierischen.

Die ersten Beobachtungen über erworbene Immunität bei Pflanzen sind 1910 von Beauverie[2]) an Begonien mit *Botrytis* und fast gleichzeitig von Ray[3]) an verschiedenen Pflanzen mit *Bacillus putrefaciens* angestellt worden. Seit 1922 werden hauptsächlich von Carbone und seinen Schülern im Serotherapeutischen Institut in Mailand Untersuchungen darüber durchgeführt, ob bei den Pflanzen erworbene aktive Immunität vorkommt und ob bei ihnen eine künstliche Impfung möglich ist. Nach einer Zusammenstellung von Carbone[4]) liegen jetzt Erfahrungen über 18 Paare von Wirtsphanerogamen und Schmarotzerkryptogamen bzw. Symbionten vor, bei denen spontane oder künstliche Vakzination (Immunisierung) gelungen ist. Die Einführung des Impf-

[1]) Vgl. hierzu auch: Carbone, D., Le reazioni immunitarie delle piante. Rivista critica. Biochem. e Terap. Speriment. 10, 1923, 14 S.; La vaccination des plantes. Soc. intern. microbiol. Bull. sez. Ital. 3, 1931, 396—398.

Kolle-Wassermann, Handbuch der pathogenen Mikroorganismen. 3. Aufl. Jena, Berlin und Wien Bd. 1. 1928.

Leeman, A. C., The problem of active plant immunity. Zentralbl. Bakt. II. Abt. 85, 1932, 360—376.

[2]) Beauverie, I., Essai d'immunisation des végétaux contre les maladies cryptogamiques. Compt. rend. Acad. Sci., Paris 133 II., 1901, 107—110.

[3]) Ray, I., Cultures et formes attenuées des maladies cryptogamiques. Compt. rend. Acad. Sci., Paris 1901, 133 II., 307.

[4]) Carbone, D., Über die aktive Immunisierung der Pflanzen. Zentralbl. Bakt. II. Abt., 76, 1928/29, 428—437 (mit ausführl. Lit.-Verz.).

stoffes geschah dabei durch Züchtung des zur Vakzination dienenden Keimes auf dem gleichen Substrat wie die Pflanze, durch Impfung mit Platinnadel oder Aufstrich einer Kultur oder Injektion, und durch Begießen mit der Impfflüssigkeit. Die Befähigung höherer Pflanzen zur Impfung gegen Parasiten soll damit grundsätzlich erwiesen sein. Besonders interessant ist ein Versuch von Arnaudi[1]), der Stecklinge von Geranien gegen die Wirkung von *Bacillus tumefaciens* immunisierte, indem er ein tierisches Serum mit spezifischen Antikörpern dem Wasser, in welchem die Stecklinge standen, zusetzte. Dadurch wurde eine Heilung der Krankheitserscheinungen erzielt und wäre zugleich die Aufnahme und Weiterleitung von Antikörpern durch die Pflanze bewiesen.

Die Frage der Bildung von Antikörpern in der Pflanze hat Kostoff[2]) durch Pfropfung von Solanaceen verschiedener Arten untersucht. Dabei handelt es sich allerdings nicht um eine Resistenzreaktion gegen Parasiten, sondern gegen artfremdes Serum überhaupt. Kostoff stellte bei diesen Pfropfungen sowohl Präzipitine als auch Lysine fest; dabei wurde auch eine physiologische Beeinflussung zwischen Reis und Unterlage zugleich mit morphologischen Erscheinungen beobachtet, die durch die Annahme der Antikörperbildung erklärlich sind. Weitere Untersuchungen von Silberschmidt[3]) haben die Ergebnisse von Kostoff nur teilweise bestätigt und sprechen insbesondere gegen dessen Annahme der Konstanz und Artspezifität von „Normalpräzipitinen".

Die den Gegensatz zur gesteigerten Resistenz bildende Anaphylaxie (Überempfindlichkeit) gegen Antigenserum konnte bei Pflanzen nicht nachgewiesen werden (Nobécourt). An die Anaphylaxie grenzt aber eine Überempfänglichkeit (Fischer und Gäumann, 344) oder Überempfindlichkeit (Stakman, nach Zimmermann[4]), 405), bei der eine scheinbare größere Resistenz (kleine und häufig abortiv verlaufende Infektionsstellen) durch heftiger verlaufende Resistenzreaktion, die den Pilz rasch zum Absterben bringt, zustande kommt.

Von Interesse ist noch der Nachweis erworbener Immunität bei Birnbäumen gegenüber der Mistel durch Heinricher[5]) im Jahre 1916. Er beobachtete, daß Bäume auf die erste Infektion heftige Resistenzreaktionen äußerten, auf eine folgende keine oder örtlich begrenzte ergaben und die Mistelkeime bald abstarben. Heinricher nimmt an, „daß die Mistelkeime auf nichtimmune Bäume spezifisch toxisch wirken und daß es durch die starke Erkrankung auf die erste Infektion zur Bildung eines Antitoxins im Birnbaum komme, dem dann die Immunität auf eine zweite Infektion zuzuschreiben sei". Bei seinen weiteren Versuchen zeigte sich auch, daß aufeinanderfolgende Infektionen eine sich steigernde Immunisierung ergaben.

---

[1]) Arnaudi, C., A propos de quelques expériences sur l'immunité acquise des végétaux. Rev. path. vég. entom. agric. **14**, 1927, 103—112.

[2]) Kostoff, D., Induced immunity in plants. Proc. nat. acad. sci. U. S. A., **14**, 1928, 236—237; Acquired immunity in plants. Genetics **14**, 1929, 37—77.

[3]) Silberschmidt, K., Studien zum Nachweis von Antikörpern in Pflanzen. I. Planta (Archiv wiss. Bot.) **13**, 1931, 114—168.

[4]) Zimmermann, A., Sammelreferate über die Beziehungen zwischen Parasit und Wirtspflanze. Zentralbl. Bakt. II. Abt. **65**, 1927, 405.

[5]) Heinricher, E., Allmähliches Immunwerden gegen Mistelbefall. Planta (Arch. wiss. Bot.) **7**, 1929, 165—173.

Zweigelt hat das Immunitätsproblem mit besonderer Berücksichtigung der Gallenbildung behandelt und findet in den typischen Gallen das Zustandekommen einer „passiven" Immunität als Ergebnis einer aktiven Immunisierung. „Über Stufen verschiedener Grade von Resistenz und beginnender Gallenbildung kommen wir ... schließlich zu den typischen Gallen, zu einem komplizierten Wechselspiel zwischen Parasit und Wirt, das mit einem Siege des Parasiten insofern endet, als er dort in den adäquaten Reaktionen in einem Kampfe, der jenem zwischen Toxinen und Antikörpern vollständig zur Seite zu stellen ist, nicht unterliegt, sondern sich behauptet, wobei allerdings in der Giftparalyse auch für die Pflanze ein direkter Erfolg abfällt."

Die ganze Frage der erworbenen Immunität und künstlichen Immunisierung steht in engster Beziehung zu den vielfachen Versuchen einer inneren Therapie der Pflanzen[1]), die bisher nur ganz vereinzelt zu greifbaren Ergebnissen geführt haben.

2. Pflanzliche Krankheitserreger und Umwelt
(Aggressivität und Virulenz)

Das Zustandekommen der parasitären Krankheiten und die Stärke ihres Auftretens hängt nicht nur von der Anwesenheit der Parasiten und der mehr oder weniger großen Anfälligkeit der Pflanzen ab, sondern ebenso sehr auch von der wechselnden Befähigung des Parasiten zum Befall der Pflanze.[2]) Diese

---

[1]) Vgl. Müller, A., Die innere Therapie der Pflanzen. Monogr. angew. Ent. 8, Berlin 1926; und Thiem, H., Zur innertherapeutischen Schädlingsbekämpfung bei Pflanzen. Gartenbauwissenschaft **5**, 1931, 55—90.

[2]) Da die neueren Arbeiten der angewandten Mykologie diese Frage durchweg in erster Linie — wie aus Bd. II und III dieses Handbuches hervorgeht — berücksichtigen, können hier nur einzelne Beispiele herausgegriffen werden. Weitere finden sich insbesondere in den allgemeinen Darstellungen von:

Zimmermann, A., Sammelreferate über die Beziehungen zwischen Parasit und Wirtspflanze. Zentralbl. Bakt. (2) Bd. **63, 65, 69** u. **70.**

Fischer, E., und Gäumann, E., Biologie der pflanzenbewohnenden parasitischen Pilze. Jena 1929 (S. 185ff., Veränderungen in der Aggressivität der parasitischen Pilze [Disposition des Parasiten]).

Foister, C. E., The relation of weather to plant diseases. Conf. Emp. Meteorol., Agric. Sect., II. Papers and Discuss., London 1929, 168—215 (mit 305 Lit.-Angaben).

Butler, E. J., Der Einfluß der meteorologischen Bedingungen auf die Pflanzenkrankheiten. Intern. Agrik.-wiss. Rundschau N. F. **1**, 1925, 406—424.

Jones, L. R., The relation of environment to disease in plants. Americ. Journ. Bot. **11**, 1924, 601—609.

Jones, L. R., Essential factors in destructive plant disease development. Proc. Intern. Congr. Plant Sci. Ithaca, **2**, 1929, 1284—1298.

Jones, L. R., The relation of environment to disease in plants. 5. Intern. Bot. Congr., Cambridge 1930, 347—348.

Jones, L. R., Johnson, J., and Dickson, J. G., Wisconsin studies upon the relation of soil temperature to plant disease. Wisconsin Agric. Exp. Stat. Research Bull. **71**, 1926, 144 S.

Lundegårdh, H. G., Environment and nonparasitic diseases. 5. Intern. Bot. Congr., Cambridge 1930, 348—349.

Petri, L., La nutrizione minerale delle piante in rapporto alla predisposizione o alla resistenza di queste a cause patogene. Boll. Staz. pat. veg. **10**, 1930, 121—152.

Schaffnit, E., Volk, A., und Tiemann, E., Über den Einfluß der Ernährung auf die

Befähigung wird als Angriffsfähigkeit, Aggressivität oder Infektiosität bezeichnet. Nach Fischer und Gäumann (S. 7) unterscheidet man hierbei die zwei Begriffe der Aggressivität und Virulenz. „Unter Aggressivität verstehen wir die parasitische Befähigung eines Pilzes schlechthin. Unter Virulenz verstehen wir dagegen den Grad der parasitischen (pathogenen) Wirksamkeit, den dieser Pilz gegenüber einem bestimmten Wirt an den Tag legt; deshalb können wir als Synonym für Virulenz auch den Ausdruck Pathogenität verwenden. Die Aggressivität ist also ein rein ideeller Wert und kann als solche nicht direkt gemessen, sondern nur interpoliert werden. Die Virulenz kann dagegen unmittelbar an Hand der Wirkungen des Parasiten auf einen bestimmten Wirt gemessen werden: je größer diese Wirkungen, desto größer ist, vom Standpunkte des Parasiten aus betrachtet, die Virulenz."

Unter den „Bedingungen der Erkrankung" sehen wir also neben der ererbten Konstitution von Wirt und Parasit die unter dem Einfluß der Umweltsbedingungen auftretenden Modifikationen, die eine wechselnde Disposition der Pflanze und Virulenz des Parasiten bedingen, zusammenwirken. Versuchsbedingungen, die eine Änderung der Disposition herbeiführen sollen, werden demnach sehr leicht auch die Aggressivität des Parasiten modifizieren können. Es ist dann schwer zu entscheiden, wieweit der Infektionserfolg auf die Modifikabilität der Widerstandsfähigkeit des Wirtes und inwieweit er auf die Modifikabilität der Virulenz des Parasiten zurückzuführen ist. Außerdem sind die zahlreichen Umweltsfaktoren niemals einzeln gegeben, so daß sie sich in ihren Wirkungen gegenseitig steigern oder abschwächen. Hierdurch wird die Untersuchung des Umweltsproblems erschwert, da auch selten ein einzelner Faktor einen beherrschenden Einfluß ausübt und die Einwirkung auf die Pflanze bei gleichzeitiger Einwirkung auf den Parasiten meist nicht leicht festzustellen ist, so daß nicht immer exakte Ergebnisse zu erzielen sind. Daher sind die meisten epidemiologischen Untersuchungen auf die allgemeine Abhängigkeit der Krankheiten von den Außenfaktoren und Ermittlung des entscheidenden Faktors gerichtet, ohne zunächst seine Wirkungsweise auf Wirt oder Parasit strenger zu unterscheiden. Auch die Übersicht über die einzelnen, für die Virulenz der Parasiten in Frage kommenden Faktoren kann die Fälle nur bei dem jeweils dominierenden Faktor einreihen und muß dabei stets die Nebenfaktoren und die Einwirkung auf die Nährpflanze mit berücksichtigen.

Empfänglichkeit der Pflanzen für Parasiten. Forsch. Geb. d. Pflanzenkrankht. u. Immunität. Heft 3, Berlin 1927, 1—79.

Schaffnit, E. und Volk, A., Beiträge zur Kenntnis der Wechselbeziehungen zwischen Kulturpflanzen, ihren Parasiten und der Umwelt. (II. Mitt.) Über den Einfluß der Ernährung auf die Empfänglichkeit der Pflanzen für Parasiten. (II. Teil.) Phytopath. Zeitschr. 1, 1930, 535—574.

Schaffnit, E., und Meyer-Hermann, K., Über den Einfluß der Bodenreaktion auf die Lebensweise von Pilzparasiten und das Verhalten ihrer Wirtspflanzen. Phytopath. Zeitschr. 2, 1930, 99—166.

Schaffnit, E., Beiträge zur Kenntnis der Wechselbeziehungen zwischen Kulturpflanzen, ihren Parasiten und der Umwelt. IV. Mitt. Volk, A., Einflüsse des Bodens, der Luft und des Lichtes auf die Empfänglichkeit der Pflanzen für Krankheiten. Phytopath. Zeitschr. 3, 1931, 1—88.

Für die Züchtung krankheitswiderstandsfähiger Sorten spielt der Umstand eine wichtige Rolle, daß eine wechselnde Resistenz der Pflanze vielfach durch wechselnde Virulenz des Parasiten, z. B. unter Temperatureinflüssen, vorgetäuscht werden kann. Jones, dessen Untersuchungen in Wisconsin über die Umweltsabhängigkeit der Krankheiten unmittelbar durch diese Schwierigkeiten der Züchtung veranlaßt wurden, hat die Abhängigkeitsverhältnisse des Krankheitsauftretens kurz an einigen Beispielen dargestellt. Er ging davon aus, daß die Krankheitsverluste in verseuchtestem Boden zwischen 0 und 100 % schwanken können, wobei nur die Veränderungen der Bodentemperatur in Frage kommen, und zwar in einem Umfang, der immer noch den Ansprüchen der Wirtspflanze einigermaßen entspricht. Dabei können sowohl hohe wie niedere Temperaturen den entscheidenden Einfluß ausüben.

Die Untersuchungen erstreckten sich auf die Fragen, welche Wirkung die Umwelt und ihre einzelnen Faktoren dabei ausüben, wieweit das Ergebnis in erster Linie durch Beeinflussung des Parasiten oder des Wirtes zustande kommt und wieweit die Beeinflussung beider kombiniert sein kann. Es können zum Teil lediglich Einflüsse auf den Parasiten sein, wie bei der Wurzelfäule des Tabaks *(Thielavia basicola)*. Bei dem Zwiebelbrand *(Urocystis cepulae)*, der ebenfalls ein Parasit niederer Temperaturen ist, können aber auch Einflüsse der Temperatur auf das Wirtsgewebe mitspielen. Komplizierter liegen die Verhältnisse bei den durch die Fusariumform von *Gibberella saubinetii* hervorgerufenen Keimlingskrankheiten an Mais und Weizen, wo beide Keimpflanzen verschiedene Temperaturanpassung aufweisen. Die Weizenkeimlinge bleiben bei niederer Temperatur gesund, während die Maiskeimlinge befallen werden; umgekehrt bleiben die Maiskeimlinge bei hoher Temperatur gesund und die Weizenkeimlinge werden befallen. Hier liegt also in erster Linie ein Einfluß auf den Wirt vor. Die Keimpflanzen gehen nämlich bei den für sie günstigen Temperaturen rasch vom Stadium relativer Anfälligkeit in das Stadium relativer Resistenz über, indem die Membranen der Schutzscheide, die zuerst hauptsächlich aus Pektin bestehen, rasch reifen, so daß Zellulose und selbst Lignin und Suberin in ihnen vorherrschen, die weniger leicht hydrolysierbar sind und dem Eindringen des Pilzes Widerstand leisten. Ähnlich wie die Temperatur wirken hier auch Feuchtigkeit und Licht, die bei günstiger Intensität das Wachstum beschleunigen und die Infektion und Krankheitsentwicklung hemmen.

Die Modifizierungen durch die Außenfaktoren betreffen bei Pilzen hauptsächlich die Überwinterung, die Sporenkeimung und Infektionsfähigkeit, das Myzelwachstum im lebenden oder toten Substrat, die Fruchtkörper- und Sporenbildung. Bei den Bakterien, deren Virulenz besonders durch die künstliche Kultur beeinflußt werden kann, betreffen sie entsprechend die Vermehrungsgeschwindigkeit und Schwärmfähigkeit und die Enzym- und Toxinbildung.

Die beeinflussenden Faktoren sind hauptsächlich Temperatur und Feuchtigkeit der Luft und des Bodens, Licht, Wind, Ernährung. Biotische Faktoren (Antagonismus usw.) spielen bei den Pilzen im Gegensatz zu den Insekten eine geringere Rolle. Die weitaus wichtigste und in vielen Fällen allein entscheidende Bedeutung kommt der Kombination von Temperatur und Feuchtigkeit zu.

Die erwähnten Beispiele beziehen sich auf Bodeneinflüsse, deren Einzelfaktoren leichter festzulegen sind, da hier konstantere Verhältnisse von Temperatur und Feuchtigkeit vorliegen und manche andere Faktoren, wie Licht und Wind, wegfallen. Sie zeigen, daß bei allen bodenbewohnenden Parasiten Temperatur, Feuchtigkeit und Zusammensetzung des Bodens einen beherrschenden Einfluß sowohl bei obligatorischen wie auch bei fakultativen Parasiten ausüben und letzten Endes nicht nur das lokale Auftreten und die Stärke der Krankheit, sondern auch die geographische Verbreitung bestimmen (Jones 1924). Im Luftraum der Pflanze gehen die Schwankungen dagegen rascher vor sich und verlaufen extremer, so daß hier die Zeitdauer der Einwirkungen oft noch besondere Beachtung und Untersuchung erfordert. Im ganzen sind die Untersuchungen bei den im Luftraum wirkenden Faktoren schwieriger durchzuführen, besonders dann, wenn auch der Lichtfaktor beteiligt ist. Wir führen hier weitere Beispiele an und erwähnen dabei besonders eine Darstellung von Gaßner[1]), welche die in dieser Hinsicht seit langem und vielfach untersuchten Rostpilze behandelt. Die Korrelation der Faktoren und der Wirkungen auf Parasit und Nährpflanze hat insbesondere schon Giddings[2]) am Apfelrost *(Gymnosporangium)* studiert. Hier hängt die Entwicklung des Pilzes einschließlich der Bildung der infektiösen Sporidien von der günstigen Kombination meteorologischer Faktoren während einer begrenzten Periode im Frühling ab. Zu gleicher Zeit geht aber das Apfelblatt bei seiner Entfaltung ebenfalls unter dem ständig modifizierenden Einfluß der Umwelt von einem Stadium früher Empfänglichkeit in ein späteres relativer Resistenz über.

Dieselbe Abhängigkeit von den meteorologischen Bedingungen wie bei den Kulturpflanzen muß sich auch bei den Krankheitserregern zeigen. Auch hier bestimmt das Klima die Grenzen der geographischen Verbreitung und die Witterung die Stärke des Auftretens innerhalb derselben und in den einzelnen Jahren. Daher muß ein Vergleich von Ländern mit verschiedenem Klima größere Unterschiede im Vorherrschen der einzelnen Krankheiten ergeben, als dies in einzelnen Ländern der Fall ist (vgl. Butler[3])).

In der Temperaturabhängigkeit zeigen die Arten der Getreideroste ein verschiedenes Verhalten. Der Schwarzrost tritt mehr in der heißen Jahreszeit auf, während der Gelbrost vor allem im Frühjahr und kühleren Frühsommer sich entwickelt. Dementsprechend sind bei Gelbrost auch viele Sorten bei höheren Temperaturen mehr oder weniger widerstandsfähig und bei niederen Temperaturen hoch anfällig. Einesteils hängt dies mit den Temperaturansprüchen für die Sporenkeimung und die Wachstumsgeschwindigkeit der Keimschläuche zusammen, anderenteils deuten die Beobachtungen über das Auftreten der Roste darauf hin, daß gleichzeitige Veränderungen der Nährpflanze als Folge der Temperaturbedingungen das Verhalten der Rostpilze mitbestimmen. Keitt

---

[1]) Gassner, G., Der Einfluß der Umweltsbedingungen auf das Auftreten der Getreideroste. Mitt. der D. L. G. **46**, 1931, 385—388.

[2]) Giddings, N. F., Infection and immunity in apple rust. West Virginia Stat. Techn. Bull. **170**, 1918. (Zit. nach Jones, 1924).

[3]) Siehe S. 167.

und Jones[1]) verglichen die Temperaturabhängigkeit des Apfelfusikladiums und der Kirschenblattflecken *(Coccomyces sp.)*. Beides sind in toten Blättern überwinternde Ascomyceten, die im zeitigen Frühjahr reifen und die Ascosporen entlassen. Das Fusikladium als ein Pilz niederer Temperatur entwickelt im normalen kühlen Frühjahr rasch primäre und sekundäre Infektionen, wird aber von der Sommerhitze gehemmt. Umgekehrt entwickelt sich *Coccomyces* als ein Pilz höherer Temperatur im kühlen Frühjahr nur langsam und nimmt erst mit steigender Wärme zu und erreicht den Höhepunkt in der Sommerhitze.

Ein Beispiel für die Einwirkung von Temperaturschwankungen ist das bessere Keimen der Sporen von *Sphaerotheca humuli* nach Frosteinwirkung. Auch bei *Phytophthora infestans* nehmen die Infektionen nach vorübergehender Abkühlung auf 10—13° C zu.

Die Bodentemperatur steht in engster Verbindung mit der Bodenfeuchtigkeit, dagegen sind im Boden die variablen Lichteinflüsse ausgeschaltet, die bei Krankheiten oberirdischer Organe eine wichtige Rolle spielen und die Untersuchung der Einzelfaktoren komplizieren. Wir kommen hier auf die oben erwähnten Untersuchungen von Jones und seiner Schule in Wisconsin[2]) zurück. Die Wurzelfäule des Tabaks wird von *Thielavia basicola* verursacht, die bei niederen Temperaturen aggressiv ist und durch höhere Temperaturen gehemmt wird. Bei 17—23° C im Boden tritt die Krankheit am stärksten auf, bei ungefähr 26° C läßt sie stark nach, bei 29—30° C tritt sehr wenig Schaden ein, und bei 32 C° kommt keine Infektion mehr zustande. Ähnlich verhält sich der Zwiebelbrand *(Urocystis cepulae)*, ein in den Vereinigten Staaten seit 50 Jahren eingeschleppter und weitverbreiteter Parasit, der aber in den Golfstaaten völlig fehlt. Die Keimung der Sporen und das Myzelwachstum im Boden haben ihr Optimum bei ca. 16° C. Sie lassen mit steigender Temperatur nach und hören bei ungefähr 28° C auf. Die Krankheit tritt demnach nur bei niederen Temperaturen stark auf und verschwindet bei etwa 28° C. Gegenteiliges Verhalten zeigt die ebenfalls von einem Bodenparasiten *(Fusarium conglutinans)* verursachte Kohlwelke. Sie wird, ebenso wie die Flachs- und Tomatenwelke *(Fus. lini* und *Fus. bulbigenum)* durch relativ hohe Temperaturen (± 25 bis 28° C) begünstigt, tritt aber bei verhältnismäßig trockenem Wetter noch bei Bodentemperaturen bis zu 33° C auf, sehr schwach dagegen bei 18—21° C und gar nicht mehr bei 15° C. In Ländern mit kühleren Sommern (Mitteleuropa, Skandinavien usw.) ist diese Fusariose daher ganz unbekannt.

Es ist allgemein bekannt, daß ebenso wie bestimmte Temperaturen für die Sporenkeimung notwendig sind, auch Feuchtigkeit eine Vorbedingung dafür ist. Teilweise genügt schon eine Sättigung der Luft mit Wasserdampf, vielfach erfolgt aber der Austritt von Pilzsporen aus dem Fruchtkörper oder ihre Keimung erst in tropfbar flüssigem Wasser, das bei Regen, Nebel oder Tau an den Pflanzen haftet. Auch die Fruchtträger- und Sporenbildung ist von der Feuchtigkeit abhängig und unterbleibt bei trockenem Wetter, z. B. bei *Plasmopara*

[1]) Keitt, G. W., and Jones, L. K., Seasonal development and control of apple scab and cherry leaf spot in relation to environment. Phytopathology **14**, 1924, 36.

[2]) Siehe S. 167, Wisc. Res. Bull. 71.

viticola. Die Beeinflussung der Sporenbildung bei den Rostpilzen durch die Luftfeuchtigkeit kommt indirekt auf dem Wege über die Pflanze zustande, indem das Myzelwachstum in derselben angeregt wird. Eine den Pilzbefall begünstigende Erhöhung der Luftfeuchtigkeit kann auch von der Bodenfeuchtigkeit herstammen, was z. B. bei künstlicher Bewässerung zu beachten ist.

Der Einfluß der Feuchtigkeit ist eng mit demjenigen der Temperatur verbunden, so daß die Wirkung des Einzelfaktors meist schwierig festzustellen ist. Am besten sind dabei die Bodenpilze studiert. Im besonderen hängt z. B. die Entleerung der Sporangien von *Synchytrium endobioticum* von der Feuchtigkeit ab; *Spongospora*-Schorf tritt in nassen, *Actinomyces*-Schorf in trockenen Jahren auf; aber auch bei den „Bodenkrankheiten" spielt vielfach ein wesentlicher Einfluß auf die Nährpflanze mit.

Bei den meisten Pilzen nimmt die Infektion mit der Zunahme der Feuchtigkeit zu. Dazu gehören auch der Weizensteinbrand *(Tilletia)* und die Brandpilze des *Sorghum*, doch wird die Wirkung der Feuchtigkeit hier häufig noch erheblich durch die Temperaturverhältnisse modifiziert. Foister[1]) erwähnt als Beispiel für die Vielseitigkeit der Wirkungsweise, daß sich die Trockenheit auf vier verschiedene Arten auswirken kann. Sie kann 1. die Sporen und die Samen am Keimen verhindern, 2. können die Sporen keimen, aber nicht die Samen, 3. können die Samen keimen, aber nicht die Sporen, 4. können beide keimen.

Mit der Feuchtigkeit des Bodens hängt seine Durchlüftung, d. h. insbesondere der Sauerstoffgehalt eng zusammen. So wird nach Howards Untersuchungen in Indien[2]) der Befall der Kulturpflanzen durch pflanzliche und tierische Schädlinge vorzugsweise von der Durchlüftung und von der Temperatur des Erdbodens beeinflußt.

Viele Bakterien und Pilzsporen werden durch intensive Belichtung abgetötet, andererseits ist das Licht häufig für die Fruktifikation von Pilzen notwendig.[3]) Durch normale Belichtung gehemmt wird das Wachstum von *Mucor mucedo*, *Sclerotinia trifoliorum* und *Stereum purpureum*, dagegen kann dabei die Sporenbildung nachträglich beschleunigt sein. Bei den Erysipheen ist beobachtet, daß das Wachstum der Keimschläuche im Lichte stärker ist als im Dunkeln. Bei den Rostpilzen ist keine unmittelbare Wirkung des Lichtes auf die Sporenkeimung und die Wachstumsgeschwindigkeit der Keimschläuche vorhanden, da aber das Zustandekommen der Infektion an eine ausreichende Assimilationstätigkeit gebunden ist, spielt die Belichtung der Nährpflanze eine wichtige prädisponierende Rolle. Die Wirkung ultravioletter Strahlen auf verschiedene Pilze wurde von Dillon Weston[4]) untersucht. Er zieht aus den

[1]) Siehe S. 167.

[2]) Howard, A., The influence of soil factors on disease resistance. Ann. appl. biol. 7, 1920/21, 373—389.

[3]) Übersicht über die bisherigen Beobachtungen über Lichtwirkung auf Pilze bei Rabinovitz-Sereni, D., L'azione dei raggi luminosi visibli di differente lunghezza d'onda sull' accrescimento, sulla sporificatione e sulla pigmentazione dei funghi in coltura pura. Boll. Staz. Patol. Veget., Firenze, n. s. 12, 1932, 81—114.

[4]) Weston, W. A. R. Dillon, Studies on the reaction of disease organisms to light. The reaction of disease organisms to certain wave-lengths in the visible and invisible spectrum. Scient. Agric. 12, 1932, 352—356.

dabei gemachten Beobachtungen den Schluß, daß Pilze mit farblosen Sporen in der Mehrzahl der Fälle Intoleranz gegen sichtbares Licht zeigen. Die Infektion tritt dann abseits größerer Lichtintensität an der Unterseite der Blätter oder an der Stengelbasis, an der Bodenoberfläche oder auch im Schatten ein.

Die Rolle des Windes als Verbreiter von Bakterien und Pilzsporen ist bekannt und durch die der herrschenden Windrichtung folgende Ausbreitung der Krankheiten bestätigt. Die Entfernungen, auf welche die Sporenverbreitung erfolgt, sind bei verschiedenen Krankheiten näher verfolgt worden, so insbesondere für die Äzidiosporen von *Puccinia graminis* der Berberitze. Genauere Untersuchungen liegen neuerdings insbesondere aus den Vereinigten Staaten und Kanada über die Verbreitung der Uredosporen dieses Rostes vor (vgl. S. 122).

Die Ernährungsverhältnisse bestimmen in mehr oder weniger hohem Grade die Resistenz und die Anfälligkeit der Pflanze gegen organische und anorganische pathogene Einwirkungen, indem sie entweder histologische und histochemische Eigenschaften oder die gesamten Funktionen der Pflanze modifizieren oder indem sie die Wirkung der pathogenen Ursachen hemmen oder begünstigen (Petri[1]). Neuere vergleichende Untersuchungen über den Einfluß der Ernährung auf die Empfänglichkeit der Pflanzen für Parasiten stammen von Schaffnit und Volk.[2]) Die Beobachtungen an zahlreichen Pilzen ergeben, daß Stickstoff- und Phosphorsäuremangel einen niedrigen, normale Ernährung oder gesteigerte Kali- und Phosphorsäuremengen einen mittleren, reiche Stickstoff- und geringe Kaligaben einen hohen Empfänglichkeitsgrad der Pflanzen bedingen, wenn die Infektion unabhängig vom Alter der Wirtspflanze ist. Die Verhältnisse ändern sich bei solchen Pilzen, deren Infektionsfähigkeit stark vom Wirtspflanzenalter beeinflußt wird. Durchweg liegen hier Einflüsse auf die Pflanze (Prädisposition) vor und nur mittelbar werden auch Wachstum und Fruktifikation des Parasiten auf dem Wege über seine Ernährung in der Pflanze modifiziert. Auch Petri gibt an, daß Stickstoffdüngung im allgemeinen die Anfälligkeit der Pflanzen für viele Krankheiten steigert, während Phosphat- und Kalidüngung die Resistenz steigern. Dies gilt jedoch nur für die Mehrzahl der Fälle. Ebenso kann auch über die Bodenreaktion und ihre Änderungsmittel keine allgemeine Regel aufgestellt werden. Volk[3]) befaßt sich vorwiegend mit der auf dem Wege über die Nährpflanze vor sich gehenden Beeinflussung des Parasiten und untersucht seine Veränderungen durch die verschieden ernährte oder unter sonst abweichenden Bedingungen gewachsene Pflanze. Er unterscheidet folgende Arten der Modifikationen des Parasiten: a) morphologische, b) in der Aggressivität und Virulenz (Keimfähigkeit der Sporen und Infektiosität), c) im Entwicklungsrhythmus, d) in der Stärke der Fruktifikation. Außerdem stellt er noch die Wirkung auf die Pflanzen in ihrer Reaktion gegenüber den Parasiten fest. Am meisten von der Umwelt beeinflußt zeigte sich die Stärke der Fruktifikation, die von der Ernährung und ferner neben der Feuchtigkeit besonders von der Belichtung abhängt, doch ergab sich aus den Untersuchungen auch wieder die wesentliche Bedeutung der prädisponierenden Ein-

[1]) Siehe S. 167. [2]) Siehe S. 168. [3]) 1931, s. S. 168.

wirkung der Umwelt auf die Pflanze. „Für die Beurteilung von Schäden durch Parasiten in der Praxis ist in bezug auf die Bedeutung der Umwelt mehr als bisher Nachdruck auf die Veränderung der Pflanze als auf die Beeinflussung des Parasiten zu legen. Neben der Umgestaltung der Lebensbedingungen für den Pilz bedingt vielfach die Veränderung der Reaktion der Pflanze gegenüber dem Parasiten das Ausmaß der Schädigung."

Der Einfluß der Düngung ist stets eine Wirkung auf die Nährpflanze und erst mittelbar auch eine Wirkung auf den Parasiten. So wird einer reichlichen Stickstoffdüngung bei Getreide eine den Rostbefall begünstigende Wirkung zugeschrieben, während Phosphorsäure und Kali die umgekehrte Wirkung haben. Gaßner macht dabei auf eine „scheinbare" Wirkung der Düngung aufmerksam, „wenn als Folge der Düngung Verschiedenheiten der Entwicklungsgeschwindigkeit der Versuchspflanzen vorliegen, die ihrerseits das Rostbild beeinflussen und zu einer abweichenden Beurteilung der Versuchsergebnisse zwingen".

Bei den Rostpilzen verbessert erhöhter Kohlensäuregehalt der Luft das Infektionsergebnis durch verstärkte Assimilationstätigkeit der Pflanze. Die Ausbreitung der Myzelien von *Botrytis cinerea* und *Sclerotinia cinerea* in befallenen Äpfeln wird dagegen durch einen Kohlensäuregehalt der Luft von 10 und 20% stark gehemmt.

In bezug auf den Einfluß der Substratreaktion war früher die Meinung verbreitet, daß die Bakterien einen neutralen oder schwach alkalischen Nährboden zu ihrem Gedeihen benötigten, während für die Entwicklung der Pilze saure Nährböden nötig sein sollten. Daraus wurde geschlossen, daß Bakterien wegen des sauren Zellsaftes der Pflanzen nicht Erreger von Pflanzenkrankheiten sein könnten. In Wirklichkeit sind aber die Ansprüche an die Reaktion des Substrates sowohl bei Pilzen wie auch bei Bakterien ganz verschieden und es besteht kein grundsätzlicher Unterschied zwischen ihnen in dieser Hinsicht. Der Einfluß der Bodenreaktion auf pilzliche Bodenparasiten ist von Schaffnit und Meyer-Hermann[1]) untersucht worden. Sie unterscheiden danach vier Gruppen: 1. eine litrophile Gruppe, die Vorliebe für alkalische Bodenreaktion aufweist *(Pythium de Baryanum, Moniliopsis Aderholdii, Ophiobolus graminis, Typhula graminum, Fusarium nivale, F. equiseti)*. 2. eine mesantypiphile Gruppe, die neutrale Bodenreaktion bevorzugt *(Fusarium avenaceum, F. herbarum, F. aurantiacum, Thielavia basicola, Phoma betae)*. 3. eine oxyphile Gruppe, die saure Bodenreaktion liebt *(Plasmodiophora brassicae, Rhizoctonia violacea, Synchytrium endobioticum)*. 4. eine astatische Gruppe, deren Reaktionsbereich sehr groß ist *(Rhizoctonia solani, Helminthosporium sativum, Fusarium culmorum, F. polymorphum, Ophiobolus herpotrichus)*. Bei der Kohlhernie ist der Einfluß der Bodenreaktion allgemein bekannt. Monteith[2]) hat aber gezeigt, daß die Bodenfeuchtigkeit einen selbst über die Reaktion dominierenden Einfluß haben kann. Die Krankheit nimmt einerseits zu mit dem Wasser-

[1]) Siehe S. 168.

[2]) Monteith, J. jr., Relation of soil temperature and soil moisture to infection by Plasmodiophora brassicae. Journ. agric. research 28, 1924, 549—562.

gehalt des Bodens infolge Begünstigung der Sporenkeimung und wohl auch der Sporenwanderung und Infektion. Sie kann dagegen bei abnehmender Feuchtigkeit eliminiert werden bei einem Punkt, wo der Kohl noch genügend Wasser für normale Kopfentwicklung erhält. Die Kopfbildung nimmt auch mit der Temperatur zu, scheint aber hier in direkter Korrelation mit dem Wurzelwachstum zu stehen, d. h. der Einfluß der Temperatur scheint sich in erster Linie auf den Wirt zu erstrecken.

Oligodynamische Düngemittel. Die Beobachtungen über die Manganbehandlung der Dörrfleckenkrankheit des Hafers haben zuerst auf die oligodynamischen Wirkungen (Biokatalyse) mancher Metalle, welche notwendige aber in minimalen Mengen aufgenommene Bestandteile der Pflanzen sind, hingewiesen. Die Wirkung dieser Stoffe muß in einer wachstumsfördernden Reizwirkung auf die Pflanzen gesehen werden, da sie in größeren Mengen Vergiftung hervorrufen. Neben dem Mangan und Bor sind Magnesium, Zink, Kupfer, Nickel und Kobalt stets in der Pflanzenasche vorhanden.[1]) Daß die Herz- und Trockenfäule der Rüben eine Folge des Mangels an Bor sein kann, ist schon erwähnt worden. Versuche von Eaton[2]) mit Bor in Sandkulturen ergaben, daß die Fleckenkrankheit der Gerste *(Helminthosporium sativum)* bei Abwesenheit von Bor ausblieb, dagegen der Mehltau *(Erysiphe graminis)* stark auftrat. Umgekehrt wurde der Mehltau durch Zusatz von Bor zu der Nährlösung gänzlich unterdrückt, während die Fleckenkrankheit mit zunehmenden Mengen von Bor stärker auftrat.

3. Tierische Schädlinge und Umwelt

(Massenwechsel und Epidemiologie)

Bei der Untersuchung der ökologischen Bedingtheit der Pilzkrankheiten beschäftigt in erster Linie die Möglichkeit und die Stärke des Angriffs auf die Pflanze die Forschung, während die an sich große Vermehrungsfähigkeit der Pilze mehr als gegeben angesehen und ihre Beeinflussung durch Außenfaktoren nicht besonders untersucht wird, sondern aus dem Zusammenhang der Beobachtungen hervorgeht. Bei den Insektenschädigungen ist dagegen die Größe des Schadens fast ausschließlich proportional der Menge der schädlichen Individuen, und hier spielt auch der Zustand der Pflanze, wie z. B. das mehr oder weniger rasche Durchlaufen des anfälligen Stadiums, seltener eine Rolle. Daher hat sich die entomologische Forschung in ihrer neueren ökologischen Richtung auf das Problem der Vermehrung konzentriert, wobei sie sich fast ausschließlich mit dem ebenso wie bei Pflanzen und pflanzlichen Parasiten überwiegenden Einfluß der meteorologischen Faktoren, unter denen wiederum die Temperatur an erster Stelle steht, beschäftigt.[3])

[1]) Vgl. Petri, S. 167.

[2]) Eaton, F. M., The effect of boron on powdery mildew and spot blotch of barley. Phytopathology **20**, 1930, 967—972.

[3]) Nachstehend die wichtigste Literatur über den Massenwechsel, auf die im folgenden unter Angabe der Jahreszahlen verwiesen wird. Vgl. auch die allgemeineren bei den einzelnen Abschnitten angeführten Arbeiten:

In großen Zügen ist der Einfluß der Witterung auf die Schädlinge allgemein bekannt (vgl. Korff[1])). Trockenheit, die in unserem Klima in der Vegetationszeit fast stets mit Wärme verbunden ist, fördert das Auftreten und die starke Vermehrung der meisten tierischen Schädlinge, unter den Insekten z. B. der Blattläuse, Blasenfüße, Getreidefliegen, Käfer- und Schmetterlingslarven, besonders auffällig bei Insekten mit rascher Folge der Generationen wie den Blattläusen und bei den Milben. Ebenso wird auch die Vermehrung der Feldmäuse und schädlichen Vögel durch Trockenheit begünstigt. Übermäßige Feuchtigkeit, die das Auftreten zahlreicher Pilzkrankheiten fördert, hemmt dagegen die Vermehrung der Schädlinge; zu den Ausnahmen gehört hier die Ackerschnecke. Von anderen Einflüssen ist derjenige des Bodens hervorzuheben, wobei die Feuchtigkeitsverhältnisse stark mitbeteiligt sind. Auf leichten Böden treten saugende Schädlinge an einjährigen Gewächsen stärker auf (Blattläuse, Blasenfüße, rote Spinne), auf schweren Böden dagegen die auch durch Nässe begünstigten Krankheiten. Unter den Düngemitteln haben starke Gaben der natürlichen stickstoffreichen Dünger (Stallmist) einen fördernden Einfluß auf die Vermehrung der Bodenschädlinge (Fliegenmaden, Käfer- und Schmetterlingslarven).

Die Hauptprobleme der Erforschung der Umweltabhängigkeit liegen jedoch nicht in den mehr oder weniger ständig vorhandenen Schädlingen, sondern in den in unregelmäßigen Abständen auftretenden Massenvermehrungen der Großschädlinge. Hier besteht die Aufgabe, die nicht offensichtlichen Ursachen der

Blunck, H., Die Erforschung epidemischer Pflanzenkrankheiten auf Grund der Arbeiten über die Rübenfliege. Zeitschr. Pflanzenkrankh. **39**, 1929, 1—28.

Blunck, H., Der Massenwechsel der Insekten und seine Ursachen. 4. Wandervers. D. Entomol. in Kiel, Bln.-Dahlem 1930, 19—41.

Bodenheimer, F. S., Welche Faktoren regulieren die Individuenzahl einer Insektenart in der Natur. Biol. Zentralbl. **48**, 1928, 714—739.

Bodenheimer, F. S., Über die Grundlagen einer allgemeinen Epidemiologie der Insektenkalamitäten. Zeitschr. angew. Entomol. **16**, 1930, 433—450.

Bremer, H., Grundsätzliches über den Massenwechsel von Insekten. Zeitschr. angew. Entomol. **14**, 1929, 254—272.

Chapman, R. N., Animal ecology. With especial reference to insects. New York and London 1931.

Escherich, K., Das neue Gesicht der Forstentomologie. Forstwiss. Zentralbl. **52**, 1930, 525—545.

Escherich, K., Die Forstinsekten Mitteleuropas. II. Bd. Berlin 1931.

Friederichs, K., Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesondere der Entomologie. Bd. I, Berlin 1930.

Friederichs, K., Massenvermehrung tierischer Pflanzenschädlinge. Naturwissenschaften **19**, 1931, 654—658, 1 Abb.

Imms, A. D., Recent advances in entomology. London 1931.

Martini, E., Zur Gradationslehre. Verhandl. D. Gesellsch. ang. Entom. Rostock 1930. 1931, 19—26.

Thompson, W. R., On natural control. Parasitology **21**, 1929, 269—281 (Ref. Rev. appl. entom. A. **18**, 1931, 80—81).

Zwölfer, W., Zur Theorie der Insektenepidemien (Versuch einer mathematischen Behandlung epidemiologischer Probleme). Biol. Zentralbl. **50**, 1930, 724—759.

[1]) Korff, Grundzüge des praktischen Pflanzenschutzes. Landw. Wochenschr. Prov. Sachsen **24**, 1922, Nr. 26 u. 27.

Massenvermehrungen aufzudecken, ihren Beginn für den praktischen Zweck der Vorbeugung oder rechtzeitigen Unterdrückung zu erkennen und in letzter Linie die Prognose ihres Verlaufes zu stellen. Da die Forstentomologie sich besonders häufig mit ausgedehnten Massenvermehrungen zu beschäftigen hat, ist ein wesentlicher Teil der Untersuchungen zum Massenwechsel aus ihr hervorgegangen. Über die Bedeutung, welche sie für die Bekämpfung der Schädlinge haben, sagt Knoche[1]), „daß eine rechte Wahl des Mittels, die Beurteilung der Grenzen seiner Leistungsfähigkeit und die Erkennung seiner Anwendung im rechten Ausmaß für den jeweils vorliegenden Fall nur dann möglich ist, wenn wir uns klar geworden sind über die Ursachen, welche eine Massenvermehrung hervorrufen und welche sie beendigen".

Das Massenauftreten von Schädlingen wirkt sich praktisch als Kalamität aus. Stellwaag[2]) hat für die Übervermehrung an sich ohne Rücksicht auf ihre praktische Bedeutung den Ausdruck Akkreszenz oder „Gradation" eingeführt, der „die Gesamtheit der Erscheinungen von Beginn einer Individuenzunahme über den Höhepunkt einer Übervermehrung bis zum Abklingen" umfassen soll. Börner[3]) gebraucht dafür den Ausdruck Massenwechsel, der sich seitdem eingebürgert hat. Als Stadien einer Epidemie oder Kalamität unterscheidet man nach Berwig und Escherich (1931) bei Insekten, deren Massenvermehrungen sich über längere Zeiträume erstrecken, Vorbereitungsjahr, Prodromalstadium, Eruptionsstadium und Krisis (Abklingen, Beendigung).

Außer durch die praktische Aufgabe der Schädlingsforschung gelangen wir auch allgemein-biologisch durch zwei Grundtatsachen der Bevölkerungslehre zum Problem des Massenwechsels. Die eine ist das sogenannte biologische Gleichgewicht in der Natur, ein angenommener Gleichgewichtszustand im Bestande der Arten, der durch Nahrungsmenge, Lebensraum und andere abiotische und biotische Faktoren, unter letzteren besonders die Parasiten, gegeben ist. Da das Charakteristische des Lebens Bewegung ist, handelt es sich nicht um einen Gleichgewichtszustand, sondern um mehr oder minder große Schwankungen um eine theoretische mittlere Lage. Die Forschung nach den Ursachen dieser Schwankungen ist in erster Linie Umweltforschung und führt zur Frage nach den Faktoren des Massenwechsels. Die andere Grundtatsache ist die, daß jede Tier- (und Pflanzen-) Art zu einer Vermehrung befähigt ist, die an sich zur Überproduktion führt. Es müssen also Hemmungen der Übervermehrung vorhanden sein; das Problem der Massenvermehrung wird dadurch zur Frage nicht so sehr nach den Gründen der Übervermehrung, als nach den Ursachen ihrer Einschränkung, nach den vermehrungsbeschränkenden Faktoren. „Der Massenwechsel ist die Resultante aus der Vermehrungspotenz eines Organismus und den ihr entgegenwirkenden ökologischen Begrenzungsfaktoren."[4])

---

[1]) Knoche, E., Schädling, Klima und Bekämpfung. Arb. Biol. Reichsanst. 16, 1929, 705–775.

[2]) Stellwaag, F., Die Schmarotzerwespen (Schlupfwespen) als Parasiten. Monogr. angew. Entomol. Nr. 6, Berlin 1921.

[3]) Börner, C., Beiträge zur Kenntnis vom Massenwechsel (Gradation) schädlicher Insekten. Arb. Biol. Reichsanst. 10, 1921, 405—418.

[4]) Bremer, H., und Kaufmann, O., Die Rübenfliege *Pegomyia hyoscyami Pz.* Monogr. z. Pflanzenschutz Nr. 7, Berlin 1931 (S. 72).

Die Methodik der Massenwechseluntersuchungen, die in pathologischer Hinsicht epidemiologische Untersuchungen sind, folgt im Grunde den zwei verschiedenen Richtungen aller Forschung, der empirischen, vom Gesamtbilde ausgehenden Beobachtung und dem von der Einzeltatsache, hier dem Einzelfaktor ausgehenden exakten Experiment. Beide arbeiten kausalanalytisch, indem sie die ursächlichen Einzelfaktoren aus dem Komplex der beeinflussenden Bedingungen herauszulösen und genau festzulegen suchen. Der Zweck der epidemiologischen Forschung ist dabei in erster Linie, Massenvermehrungen aus der Erkenntnis und Beobachtung der für sie entscheidenden Faktoren vorauszusagen bzw. ihren Beginn rechtzeitig festzustellen. Mittelbar können daraus Art, Anwendungszeit und Umfang der Gegenmaßnahmen abgeleitet werden.

Auch der Ausgangspunkt unterscheidet beide Methoden. Die empirische Beobachtung geht vom Tatbestand der Seuche oder Kalamität aus und untersucht zuerst die primäre Ursache und dann die Umweltbedingungen, um zu den entscheidenden Faktoren vorzudringen, gleichgültig ob diese schließlich abiotische oder biotische sind und wieweit dabei der Träger, die geschädigte Pflanze, ebenfalls eine Rolle spielt. Sie ist also unmittelbar epidemiologische Forschung, in unserem Sinne Pflanzenschutzforschung. Die physiologisch-experimentelle Methode geht dagegen vom Einzelfaktor aus, nach dessen Kenntnis erst festzustellen ist, ob er im besonderen Fall die entscheidende Rolle spielt. Sie ist daher biologisch- bzw. entomologisch-wissenschaftliche Forschung und liefert erst mittelbar das Material für die Epidemiologie.

In der Gesamteinschätzung der Bedeutung der Faktoren hat sich allmählich ein grundsätzlicher Wechsel vollzogen. Man hat lange Zeit einem biotischen Faktor, den Parasiten der Schadinsekten, den entscheidenden Einfluß bei der Massenvermehrung zugeschrieben; eine Anschauung, die in einigen bedeutenden Anfangserfolgen der biologischen Bekämpfung ihre Stütze fand und durch die daran anschließende Parasitenforschung gefördert wurde. Den Umschwung zu der neuen Richtung einer höheren Einschätzung der klimatischen Faktoren hat Escherich (1930) charakterisiert: „Die Hochkonjunktur für Parasiten ist im Schwinden begriffen und schickt sich heute an, ins Gegenteil umzuschlagen, um von einer Hochkonjunktur für den zweiten möglichen Ursachenkomplex, die abiotischen Faktoren, abgelöst zu werden. Heute besteht die höchste Meinung für die klimatischen Faktoren. Sie sind es nach der gegenwärtig immer allgemeiner werdenden Anschauung ausschließlich oder fast ausschließlich, die den Massenwechsel beherrschen und die also die Ursache sowohl für den Beginn als für die Beendigung einer Schädlingskalamität darstellen." Im Einzelfall hat die epidemiologische Forschung zweifellos nicht von einer vorgefaßten Meinung auszugehen, da viele verschiedene und sogar wechselnde Faktoren die entscheidende Rolle spielen können. „Das Studium der Umgebung des zu untersuchenden Objekts muß auf alle in der Biozönose auftretenden Kräfte gerichtet sein. Kein Faktor kann a priori als für das Schicksal der Art belanglos außer acht gelassen werden. Die abiotischen wie die biotischen Elemente, Klima und Boden, Tier- und Pflanzenwelt sind gleichmäßig zu berücksichtigen."[1]) Die Berechtigung

[1]) Blunck 1930, S. 21.

des Vorherrschens der neuen Richtung dürfte aber darin liegen, daß wir heute wissen, daß die klimatischen Faktoren tatsächlich in den meisten Fällen entscheidend sind, und darin, daß die entomologische Forschung sich in dieser Richtung im Einklang mit der gesamten Populationslehre und der Seuchenlehre im besonderen befindet.[1])

In der empirischen oder epidemiologischen Beobachtung, die Stellwaag die deskriptiv-analytische Betrachtungsweise — im Gegensatz zur kausalanalytischen — nennt, sind verschiedene Forschungsmethoden zu unterscheiden. Die eine geht von der Biozönoseforschung aus, während die andere allgemeinstatistisch arbeitet. Auch die statistische Methode läßt wieder zwei Zweige, die historisch-statistische Methode und diejenige der statistischen Einzelerhebung unterscheiden.

Die Biozönoseforschung stellt sich ursprünglich nur die Aufgabe, die Zusammensetzung der Fauna eines Gebietes oder Lebensraumes *(Biotop)* arten- und zahlenmäßig festzustellen. Im Pflanzenschutz wurde sie im Zusammenhang mit der vorherrschenden Parasitenforschung aufgenommen, um insbesondere das jeweilige Verhältnis zwischen Nutz- und Schadformen zu ermitteln. Ebenso geht auch die experimentelle Forschung ursprünglich nur von einem oder zwei isolierten Faktoren aus und hat aus deren Untersuchung Regeln, die allgemeine Gültigkeit beanspruchen, abgeleitet. Über diese erste Aufgabe hinaus, die immerhin schon manche praktisch wichtigen Aufschlüsse gibt, wurde die Biozönoseforschung dann durch Einbeziehen ökologisch-kausaler Fragestellung erweitert. Die Tiergeographie, die zur Biozönoseforschung gehört, und besonders die Pflanzengeographie hatten sich nach der ökologischen Seite hin entwickelt; in der angewandten Wissenschaft waren die weiteren epidemiologischen Aufgaben und die ökologischen Einflüsse in den Vordergrund getreten. Schließlich wendet sich die Forschung immer mehr der Ganzheitsbetrachtung, dem Zusammenwirken der biologischen Komponenten und der ökologisch wirksamen Faktoren, in Biogeographie und Seuchenlehre zu. Insofern, als diese Entwicklung aus der ursprünglichen Biozönoseforschung hervorging, kann auch die ganze empirische Epidemiologie biozönotisch genannt werden.[2])

So hat auch Börner (1921) in einer Übersicht über die Gegenstände der Biozönoseforschung die Haushaltsverhältnisse der Pflanzenfresser und ihrer natürlichen Feinde in Umweltbedingungen (primäre, abiotische Standortsbedingungen und sekundäre, biotische Standortsbedingungen) und Beziehungen zur Umwelt aufgeteilt. Die Arbeitsmethode dieser Forschung ist in der erwähnten und den anschließenden Arbeiten erläutert, unter denen insbesondere Dampf[3]) die biozönotisch-statistische Aufnahme beschreibt. Wilke geht in

---

[1]) Über die Bewertung der Faktoren s. Friederichs, K., Zu den Meinungsverschiedenheiten über die Bewertung der einzelnen die Vermehrung von Insekten begrenzenden Faktoren. Anz. Schädlingskd. **7**, 1931, 77—80.

[2]) Vgl. auch: Friederichs, K., Gedanken zur Biozönologie, insbesondere über die soziale Frage im Tierreich. Sitz.ber. u. Abhandl. Naturf. Ges. Rostock 3. Folge, **2**, 1927/28 (Sonderdr., 11 S.).

[3]) Dampf, A., Die Anwendung der biozönotisch-statistischen Methode bei tropischen Pflanzenschädlingen. Arb. Biol. Reichsanst. **10**, 1921, 465—466.

seiner Arbeit „Über die Bedeutung tier- und pflanzengeographischer Betrachtungsweise für den Forstschutz“ [1]) über diesen standortsbedingten Rahmen hinaus, den die historisch-statistisch-klimatologische Forschung, wie Escherich [2]) sie nennt, noch innehält, und betont die Notwendigkeit, auf das Gesamtverbreitungs- und Gesamtschadgebiet des Schädlings einzugehen. Wir können alle diese Methoden als empirische Epidemiologie gegenüber der physiologisch-experimentellen zusammenfassen und haben unter ihnen noch die statistischen näher zu erwähnen.

Die historisch-statistische Methode richtet sich ursprünglich wie die biozönotische noch ganz ohne Betonung irgendwelcher ökologischer Gesichtspunkte auf die Bestandsaufnahme. Diese gehört zur ursprünglichen Aufgabe jeden staatlichen Pflanzenschutzdienstes, der die jeweilige tatsächliche Verbreitung der Schädlinge (und der Pflanzenkrankheiten) und damit ihre wirtschaftliche Bedeutung feststellt und mit der einfachen Aufnahme schon in vielen Fällen den Beginn von Massenvermehrungen ermittelt. Aufgaben und Organisation dieser Statistik hat Schwartz [3]) beschrieben: „Pflanzenschutzstatistik wäre die auf erschöpfende, in Zahl und Maß festgelegte Massenbeobachtungen begründete Klarlegung aller Zustände und Erscheinungen des Auftretens von Krankheiten und Schädlingen der Kulturpflanzen für die Zwecke des Pflanzenschutzes.“ Für genauere Erforschung, insbesondere des Einzelfalles, muß die Fragestellung natürlich erweitert und durch eingehende meteorologische Beobachtungen ergänzt werden, wie Bremer [4]) des näheren ausgeführt hat. Damit „wird die bloße Beobachtung zu den wichtigsten Ergebnissen führen können, wenn sie ... nach bestimmtem Plane an verschiedenen Stellen über längere Zeit hin quantitativ durchgeführt wird“ [5]). Zur historischen Methode wird die Statistik dann, wenn ihre Beobachtungen sich auf große Zeitspannen erstrecken. Sie kann dann mit Hilfe der meteorologischen Daten aus dem geschichtlichen Verlauf dieselben Schlüsse ziehen, wie das Experiment aus den willkürlich variierten Faktoren. Eine solche Untersuchung hat z. B. Schnauer [6]) an dem Beobachtungsmaterial des Deutschen Pflanzenschutzdienstes für die Jahre 1893—1927 durchgeführt, indem er bei fünf verschiedenen Schädlingen das Schadgebiet und die Abhängigkeit der Vermehrung von der Witterung und anderen Umwelteinflüssen ermittelte.

---

[1]) Arb. Biol. Reichsanst. **18**, 1931, 583—675.

[2]) Escherich, K., Aufgaben der Forstentomologie. Allg. Forst- und Jagdzeitg. **100**, 1924, 16—19.

[3]) Schwartz, M., Statistik im Pflanzenschutz. Nachrichtenbl. f. d. D. Pflanzenschutzd. **1**. 1921, 3—6.

[4]) Bremer, H., Zur Methodik epidemiologischer Untersuchungen im landwirtschaftlichen und gärtnerischen Pflanzenschutz. Nachrichtenbl. Pflanzenschutzd. **6**, 1926, Nr. 11.

[5]) Über die Durchführung und Bedeutung genauer vergleichender Zählungen s. auch: Hyslop, J. A. Statistical methods in entomology. Journ. econ. ent. **17**, 1924, 177—180, und die anschließenden Vorträge von Burgess, Hartzell, Davis, Hunter, Lockwood u. Larrimer.

[6]) Schnauer, W., Untersuchungen über Schadgebiet und Umweltfaktoren einiger landwirtschaftlicher Schädlinge in Deutschland auf Grund statistischer Unterlagen. Zeitschr. angew. Entom. **15**, 1929, 565—627.

Die Faktorenanalyse durch statistische Erhebungen, *biometry* oder *biometrical method* der Amerikaner, stammt aus der landwirtschaftlichen statistischen Untersuchung und beruht auf gleichzeitiger Massenbeobachtung, der im allgemeinen 1000, jedoch nicht unter 500 Fälle zugrunde liegen sollen. Sie steht in der Mitte zwischen der Einzelfaktorenforschung und der historisch-statistischen Analyse und hat gegenüber der ersteren den Vorzug, daß sie von den gegebenen örtlichen Verhältnissen ausgeht und die verschiedenartigsten Faktoren erfassen kann. Gegenüber der Beobachtung am Einzelobjekt ermöglicht sie, die wirksamen Faktoren aus sehr zahlreichen Einzelfällen herauszuschälen und den wechselnden Umfang ihrer Wirksamkeit kennen zu lernen.[1]) Von entscheidender Bedeutung ist dabei natürlich die richtige Fragestellung. Die Methode setzt aber ein sehr großes Material voraus und erfordert daher viel Arbeitsaufwand sowohl für die Erhebungen als auch für deren Verarbeitung. Dann allerdings ermöglicht sie, wie Hartzell[2]) ausgeführt hat, eine exakte Messung biologischer Erscheinungen, eine Einteilung der Beobachtungen nach verschiedenen Gesichtspunkten und die verfeinerte mathematische Analyse der gewonnenen Daten.

Die Entwicklung der physiologisch-experimentellen Forschungsrichtung hat Bodenheimer[3]) kurz geschildert. Als Vorläufer der experimentellen Arbeit in der neueren ökologischen Richtung ist Bachmetjev[4]) zu nennen, der schon 1901 und 1907 eine Zusammenfassung seiner Untersuchungen und der damals bekannten Beispiele veröffentlichte. In einem Vorwort zum 1. Band hat damals Aug. Weismann anerkannt, daß damit der Grund zu einer neuen Richtung biologischer Untersuchungen gelegt wurde. W. D. Pierce hat dann (1916) am Beispiel des *Anthonomus grandis* den Einfluß der Temperatur und Feuchtigkeit in einem Diagramm zusammen dargestellt, das eine Prognose der Vitalität eines Insektes an einem bestimmten Orte und zu einer bestimmten Zeit erlaubt. Später wurde hauptsächlich die Entwicklungsgeschwindigkeit unter dem Einfluß der Temperatur untersucht und dabei erst die sogenannte Wärmesummenregel von van t'Hoff, nach der die Entwicklungsgeschwindigkeit der Temperatur annäherungsweise proportional ist, zugrunde gelegt, die Blunck[5]) in Kurvenform als Hyperbel darstellte. E. Janisch[6]) hat dann gezeigt, daß die Entwicklungsdauer sich durch eine Kettenlinie dar-

[1]) Allgemeines über die Methode in dem ausführlichen Anwendungsbeispiel von Hardenburg, E. V., A study, by the crop survey method, of factors influencing the yield of potatoes. Cornell Mem. **57**, 1922.

[2]) Hartzell, F. Z., The use of biometrical methods in the interpretation of codling moth experiments. Journ. econ. entom. **17**, 1924, 183—192.

[3]) Bodenheimer, F. S., Über die Voraussage der Generationenzahl von Insekten. III. Die Bedeutung des Klimas für die landwirtschaftliche Entomologie. Zeitschr. angew. Entomol. **12**, 1926, 91—122.

[4]) Bachmetjev, P., Experimentelle entomologische Studien. Bd. I. Die Temperaturverhältnisse bei Insekten. Leipzig 1901. Bd. II. Einfluß der äußeren Faktoren auf Insekten. Sofia 1907.

[5]) Blunck, H., Die Entwicklung des *Dytiscus marginalis L.* vom Ei bis zur Imago. 2. Teil: Die Metamorphose. Zeitschr. wiss. Zool. **121**, 1923, 171—391.

[6]) Janisch, E., Über das Exponentialgesetz und seine Bedeutung für die Pflanzenschutzforschung. Verh. D. Ges. angew. Entom. 1925 (1926) 55—68.

stellen läßt und die Abhängigkeit aller Lebenserscheinungen von den sie bewirkenden inneren Ursachen und äußeren Bedingungen in seinem sogenannten Exponentialgesetz zusammengefaßt, das er 1925 wie folgt formuliert: „Beim Ablaufen irgendwelcher Lebensvorgänge stehen die erkennbaren Symptome und die sie bewirkenden Ursachen und die Ablaufszeit in einem exponentialen Verhältnis zueinander. Treten durch äußere oder innere Störungen Verschiebungen des normalen Ablaufs ein, so reagiert die lebendige Substanz auf diese Störung ebenfalls nach dem Exponentialgesetz.“[1])

Über die experimentelle Untersuchung insbesondere der Temperatur und Feuchtigkeit liegt eine umfangreiche Literatur vor (Zusammenstellung u. a. bei Chapman, 1931); einzelne Beispiele werden noch bei den Faktoren anzuführen sein.

Noch mehr als die Bewertung der Einzelfaktoren für Biozönose und Massenwechsel ist die Bewertung der verschiedenen erwähnten Forschungsmethoden in ihrer Bedeutung für die Epidemiologie und in der Tragweite ihrer allgemeinen Formulierungen uneinheitlich. Wir schließen uns dem Urteil Bluncks an, der auf den Wert der Beobachtung am ungestörten Objekt hinweist und sich hierin mit der von Friederichs wieder geforderten Ganzheitsforschung[2]) berührt. „Eine allseitige Aufhellung des Massenwechsels dürfte aber nur von der Kombination der beiden hier aufgezeichneten Arbeitsmethoden zu erwarten sein, also von der Erfassung des biozönotischen Gesamtkomplexes im Wege kontinuierlicher, planmäßig und quantitativ an verschiedenen Orten durchgeführter Beobachtungen und der Erschließung der Wirkungsgröße der Faktoren oder Faktorengruppen durch das biologisch-physiologische Experiment ... Die Beobachtung des freien Spiels der Kräfte erschließt Zusammenhänge, die dem Nur-Experimentator nicht zugänglich sind, und das Experiment gibt andererseits quantitative und erschöpfende Antworten, wo der Nur-Beobachter sich auf Vermutungen beschränken muß.“ Es ist im Grunde der Unterschied zwischen

[1]) Weitere Literatur hierüber außer der S. 176 angeführten:

Janisch, E., Das Exponentialgesetz als Grundlage einer vergleichenden Biologie. Berlin 1927; Über die Wirkungsgröße der Umweltfaktoren bei der Massenvermehrung der Insekten. Deutsche Forschung, Heft 9, Landwirtschaftswissenschaft, 1929; Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung der Umweltfaktoren auf Insekten. Zeitschr. Morph. u. Ökol. d. Tiere **17**, 1930, 339—416.

Martini, E., Über die Wärmesummenregel. Zeitschr. angew. Entom. **11**. 1925, 301—305. Über die Kettenlinie und die Exponentialkurve überhaupt als Bilder für die Abhängigkeit der Entwicklungsdauer von der Wärme. Zeitschr. angew. Entom. **14**, 1928, 273—284; Das Exponentialgesetz von Janisch, in Friederichs, Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten, 1. Bd. 1930; Kann man die Geschwindigkeiten, mit denen verschiedene Lebensphasen der Insekten durchlaufen werden, vergleichen. Anz. Schädlingskd. **6**. 1930, 101—107.

Zwölfer, W., Studien zur Ökologie und Epidemiologie der Insekten. 1. Die Kieferneule, *Panolis flammea Schiff.* Zeitschr. ang. Entom. **17**, 1931, 475—562.

Vgl. auch die kurze Übersicht über den Stand der Frage bei Fischer, K. R., Beiträge zur Ernährungsbiologie von *Hylobius abietis L.* und Untersuchungen über die Ökologie und Klimatologie seines Nahrungsraumes. Zeitschr. ang. Entom. **19**, 1932, 250—277 (S. 262ff.).

[2]) Vgl. auch die Einleitung in Lundegårdh, Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. 2. Aufl. 1930, S. 3.

theoretischer Forschung und angewandter Wissenschaft; zu ersterer gehört der Massenwechsel als Populationsproblem, zu letzterer die Epidemiologie der Schadinsekten.

Die bedingenden Faktoren des Massenwechsels sind außer den meteorologischen, die sich als Klima und Witterung äußern, in der unbelebten Umwelt noch der Boden, in der belebten die Nahrung und die Feinde und Parasiten. Ferner spielen die Kulturbedingungen der Nährpflanzen auf dem Wege über biotische und abiotische Faktoren eine Rolle, und schließlich kommen noch die wenig geklärten inneren Faktoren in Frage.

In epidemiologischer Hinsicht unterscheidet Bremer (1929, S. 265) nach ihrer Wirkungsweise ständige und gelegentliche Begrenzungsfaktoren des Massenwechsels. Die ständigen Faktoren sind diejenigen, „die regelmäßig auf eine Population einwirken und nur im Laufe der Generationen oder Jahre mehr oder minder starken Schwankungen um einen Durchschnittswert unterworfen sind", während die gelegentlichen oder einmaligen „auf Grund eines größtenteils oder ganz unerkennbaren Bedingungskomplexes auftreten und demgemäß keinen Durchschnittswert haben. Die erstgenannten Faktoren bilden in der Gesamtheit ihrer Wirkungen auf die Insektenmasse und Wechselwirkungen untereinander den ökologischen Einheitsfaktor Friederichs' (1927). Der übergeordnete Faktor für die ständigen Begrenzungsfaktoren ist stets das Klima".

Im Zusammenwirken der Faktoren unterscheidet Zwölfer (1930, 743) bei der mathematischen Darstellung der Faktorenwertigkeit als Glieder seiner „Populationsgleichung", auf die wir hier nicht näher einzugehen brauchen, unabhängig veränderliche von primärer epidemiologischer Bedeutung und abhängig veränderliche mit sekundärer Bedeutung. Erstere sind Klima, Eingriffe des Menschen in die Kultur und Ernährung; letztere Krankheiten, Parasiten und Feinde.

„Als allen anderen Faktoren übergeordnet erweist sich stets das Klima. Es zeichnet für die Lebensgemeinschaft den Rahmen, und sein jeweiliger Ausdruck, die Witterung, kontrolliert innerhalb dieses Rahmens laufend das lebendige Geschehen, also auch den Massenwechsel. Die dominierende Stellung des Klimas unter den die Gradationen auslösenden und verhindernden Faktoren kann nicht überraschen, wenn wir uns vergegenwärtigen, daß auch die geographische Verbreitung der Organismen in erster Linie klimatisch bedingt ist" (Blunck 1930, S. 24). Ebenso äußert sich auch Bodenheimer summarisch über die Bedeutung des Klimas (1928, S. 737): „Das sogenannte Gleichgewicht in der Natur wird weder durch Parasitenwirkung, Feinde oder Krankheiten einerseits, noch durch Begrenzung des Nahrungsraumes andererseits aufrechterhalten." Daher ist auch der Einfluß des Klimas am meisten untersucht und von seinen Einzelfaktoren sind dabei überwiegend ebenfalls nur die beherrschenden, Temperatur und Feuchtigkeit, von der epidemiologischen und experimentellen Forschung behandelt worden.

Insofern das Klima die geographische Verbreitung einer Insektenart und die Witterung die Fluktuation ihres Massenwechsels bestimmen, liegen hier auch epidemiologisch zwei wichtige Probleme vor, die mögliche geographische Verbreitung und Intensität des Auftretens ausländischer Schadinsekten —

und ihrer Parasiten — und die Ursachen der zeitlichen Entstehung von Kalamitäten. Die Frage der möglichen Verbreitung eines Insektes hat durch die jetzt häufig gewordenen Verschleppungen von Schädlingen durch den gesteigerten und beschleunigten Verkehr eine ganz andere Bedeutung erlangt, als ihr früher zukam. Die eingeschleppten Schädlinge bedrohen die Kulturen in recht vielen Fällen weit mehr als die einheimischen, bei denen ein gewisses Gleichgewicht zwischen ihrer Schädlichkeit und der Rentabilität einer Kultur besteht. Daher ist es von entscheidender Bedeutung für die Durchführung von Sperrmaßnahmen und Ausrottungsverfahren, die Größe der Gefahr rechtzeitig und richtig einzuschätzen.

Die bisherige Massenwechselforschung bezieht sich fast ausschließlich auf die witterungsbedingten Schwankungen der Anzahl innerhalb des bestehenden Verbreitungsgebietes, von denen sie ausgeht. Demgegenüber ist die Voraussage der klimabedingten Verbreitungsmöglichkeit erst neuerdings systematisch bearbeitet worden und muß daher hier besonders erwähnt werden, wenn sie sich auch eng mit der z. B. von Wilke[1]) angewandten Methode zur Ermittlung der Ursachen zeitlicher Fluktuationen der Massenvermehrung berührt. Die Methodik der Verbreitungsprognose hat Cook[2]) (s. auch S. 144) beschrieben und am Beispiel der *Ceratitis capitata* durchführen lassen.[3]) Cook gibt dafür folgende Arbeitsweise an, die an sich zunächst nur von Klima und Verbreitungsgebieten ausgeht und hierfür allerdings sehr genaue Ermittlungen voraussetzt, aber physiologische Untersuchungen des Insekts erst in zweiter Linie benötigt:

1. Sammeln von Daten über das Auftreten des Insekts in seinen gegenwärtigen Verbreitungsgebieten mit Daten über die Stärke des Schadens in den verschiedenen Gebieten.

2. Einteilung dieser Daten in drei Kategorien verschiedener Schadensgebiete, die im allgemeinen mit den Zonen verschieden starken Auftretens zusammenfallen.

3. Sammeln und Ordnen klimatischer Daten von allen Verbreitungsgebieten und Vereinigen mit den vorgenannten Daten zu Durchschnittskarten der drei Grade des Schadauftretens.

4. Sorgfältige Auswertung dieser Karten zur Ermittlung der begrenzenden klimatischen Faktoren. Diese liegen nicht immer klar zutage, aber in den meisten Fällen werden sich die drei Zonen des Massenauftretens so anordnen, daß sie daraus hervorgehen.

5. Sammeln und Auswerten aller zugänglichen physiologischen Daten zur Bestätigung der Ergebnisse der klimatischen Untersuchung.

6. Vergleichen der günstigen und ungünstigen Klimate der gegenwärtigen Verbreitungsgebiete mit dem Klima des in Frage stehenden neuen Gebietes.

---

[1]) Wilke, S., Über die Bedeutung tier- und pflanzengeographischer Betrachtungsweise für den Forstschutz. Arb. Biol. Reichsanstalt **18**, 1931, 583—675.

[2]) Cook, W. C., Notes on predicting the probable future distribution of introduced insects. Ecology **12**, 1931, 245—247.

[3]) Gjullin, C. M., Probable distribution of the mediterranean fruit fly (*Ceratitis capitata Wied.*) in the United States. Ecology **12**, 1931, 248—258.

7. Entwurf einer Karte, die diese Klimate in dem neuen Gebiet aufzeigt und damit die wahrscheinliche zukünftige Verbreitung und die relative Stärke des Schadauftretens vorhersagt.

Als Hilfsmittel zur bequemen Vergleichung verschiedener Klimate bei der Erforschung von Verbreitung, jahreszeitlichem Entwicklungsverlauf und periodischen Fluktuationen in der Zahl der Insekten und bei anderen bioklimatologischen Arbeiten haben sich die Ball-Taylorschen Klimogramme *(climographs)* eingeführt. Sie gehen ursprünglich auf J. Ball (1916) zurück und werden nach Zwölfer[1]) S. 237) „in der Weise dargestellt, daß man die einzelnen Monate eines Jahres als Punkte des 1. Quadranten eines Koordinatensystems ansieht. Ihre Abszisse ist durch die Niederschlagsmenge der betreffenden Monate, ihre Ordinate durch deren Mitteltemperatur gegeben. Sind auf solche Weise die genannten meteorologischen Daten der 12 Monate eines Jahres graphisch fixiert und werden sie ihrer zeitlichen Aufeinanderfolge entsprechend durch Linien verbunden, so entstehen Diagramme von einer für das Klima der betreffenden Gegend sehr charakteristischen Form.

Der Vorzug der Taylorschen Klimogramme vor anderen Methoden graphischer Klimadarstellung liegt für den Zweck der vorliegenden Arbeit speziell in dem Umstand, daß in ihnen die beiden ökologisch wichtigen Daten (Temperatur — Niederschlag) graphisch in einem einzigen Punkt vereinigt sind. Dadurch ist eine große Übersichtlichkeit und rasche Vergleichsmöglichkeit verschiedener Klimaverhältnisse gegeben, erforderlichenfalls in ein und demselben Diagramm." Eine andere Darstellung der Klimogramme, bei welcher die Temperaturen in Rechtecken aneinandergereiht und die Niederschläge als Kurve in gleicher Höhe für 25° C und 100 mm eingetragen sind, stammt von Bremer[2]) (S. 135). Friederichs hält Bremers Klimogramme für anschaulicher; wir geben hier beide zum Vergleich wieder (Abb. 8 und 9).[3])

Bremer (1929, S. 268) hat nun eine praktisch sehr wichtige Einteilung des Verbreitungsgebietes von Schädlingen nach Klimazonen unternommen, indem er ein Gesamtverbreitungsgebiet und innerhalb dessen ein Massenverbreitungsgebiet und ein Gebiet der Dauerschädigungen unterscheidet. „Im gesamten Verbreitungsgebiet schließt die Variationsbreite der Klimafaktoren die Lebens- und Vermehrungsbedingungen ein. Im Massenverbreitungsgebiet schließt die normale Variationsbreite der Klimafaktoren die optimalen Lebens- und Vermehrungsbedingungen ein. Im Gebiet der Dauerschädigungen entspricht der Durchschnittswert der Klimafaktoren den optimalen Lebens- und Vermehrungsbedingungen." Diese Einteilung schließt sich an eine vorhergehende von Cook[4]) an, der in ähnlicher Weise Klimazonen für das normale, das gelegentliche und

[1]) Zwölfer, W., Beiträge zur Kenntnis der Schädlingsfauna Kleinasiens I. Zeitschr. ang. Entom. 17, 1931, 227—252.

[2]) Bremer, H., Beitrag zur Epidemiologie der Rübenfliegenkalamität. Arb. Biol. Reichsanst. 17, 1929, 103—193.

[3]) Eine sehr umfassende Zusammenstellung meteorologischer Beobachtungen, die als Grundlage der Klimogramme nötig sind, bieten H. H. Clayton's World weather records (Smithson. misc. coll. Nr. 79, Washington 1927).

[4]) Vgl. Cook, W. C., A bioclimatic zonation for studying the economic distribution of injurious insects. Ecology 10, 1929, 282—293.

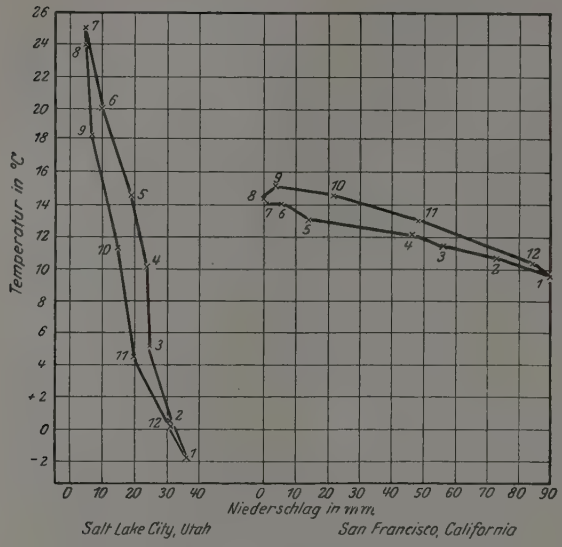


Abb. 8. Klimogramme nach Cook (1925). Daten nach Hann (1911). (Die Durchschnittswerte der Monate sind durch 1—12 bezeichnet.) (Aus Bremer, Zeitschr. f. angew. Entomol. 1929.)

das mögliche Auftreten *(normal, occasional, possible occurrence)* von Schädlingen unterscheidet.

Wie wir sahen, steht das Klima im Vordergrund aller epidemiologischen Arbeiten und ist bei der Verbreitungsprognose neben notwendigen Vorbedingungen, wie Vorhandensein der Nährpflanze, der einzige berechenbare Faktorenkomplex. Bei der Analyse der Massenvermehrung im Verbreitungsgebiet ist aber doch seine entscheidende Rolle im Einzelfalle erst zu beweisen. Zwölfer stellt hierbei die zahlenmäßige Behandlung und rechnerische Festlegung der Faktorenwerte in den Vordergrund (1930, S. 727): „Hauptaufgabe der Analyse einer Massenvermehrung im epidemiologischen Sinn ist bekanntlich, die ausschlaggebenden Komponenten dieses Kräftekomplexes namhaft zu machen, ihren Wirkungsgrad im einzelnen zahlenmäßig zu erfassen mit dem Endziel, aus einer bestimmten Konstellation von Umweltbedingungen die Änderungen der Populationsdichte rechnerisch zu ermitteln." Wir möchten dazu bemerken, daß der Wert mathematischer Symbole für die Darstellung eines biologischen Kräftespiels nicht unbestritten ist. Selbst wenn diese befriedigend gelingt, ist für die Prognose bei dem ständigen Fluktuieren der Faktoren, das bald den einen, bald den anderen derselben an die entscheidende Stelle rückt, und der Vorbedingung mehrerer Generationen für den Ausbruch einer Kalamität mit mathematischen Formeln nicht viel gewonnen. Sie können

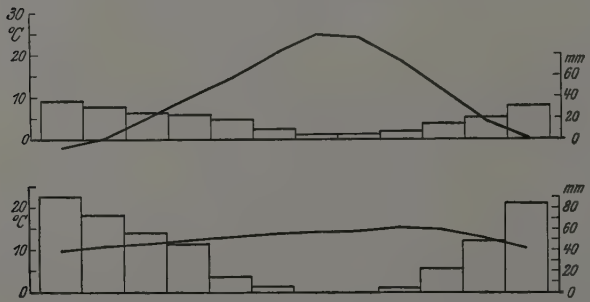


Abb. 9. Klimogramme nach Bremer (1928). Daten nach Hann (1911). (Aus Bremer, Zeitschr. f. angew. Entomol. 1929.)

hier nicht mehr leisten als die Analyse des Sachverhalts durch empirische Beobachtung, für deren Ergebnisse sie nur ein anderes Ausdrucksmittel sind.

Auch Martini (1930/31) warnt vor einseitiger Betonung der Klimawirkung. „Sicher soll man die Wirkung des Klimas nicht unterschätzen. Sie ist gewaltig, aber nicht so gewaltig, daß daneben alles andere verblaßt. Bodenbeschaffenheit, Futter, Schmarotzer und vieles andere haben die älteren Autoren in ihrer Wichtigkeit ganz recht geschätzt, und für die Erhaltung des biozönotischen Gleichgewichts scheinen gerade die Ernährung und die belebten Feinde besonders geeignet. In der Trias:

Boden
/ \
Klima — Biozönose

beeinflussen ferner sehr oft zwei Faktoren den dritten ganz entscheidend."

Wie die anderen Faktoren mitspielen können und gerade ihnen oft die entscheidende praktische Bedeutung zukommt, hat z. B. Sachtleben[1]) (S. 98) an dem Beispiel der Forleule dargelegt. „Unsere heutigen, noch recht geringen Erfahrungen lassen vermuten, daß die Witterungsverhältnisse nur dann eine Eulenvermehrung hervorrufen, wenn auch die Bodenbeschaffenheit (Bodendecke und Bodenflora) und die Bestandsverhältnisse (Alter und Zusammensetzung der Bestände, Bestandsbonität) dem Entstehen einer Forleulenkalamität günstig sind. Auch die Frage nach dem Einfluß dieser Verhältnisse auf die Entwicklung einer Forleulenmassenvermehrung hat bisher in der Literatur wenig Beachtung gefunden. Doch erscheint gerade die Klärung dieser Fragen nicht nur von theoretischer, sondern auch im Hinblick auf die Bekämpfung von besonderer praktischer Bedeutung, während die Erkenntnis der klimatischen Bedingungen nur für die Prognose praktischen Wert hat."[2])

Im großen Ganzen ist die Erforschung der Einzelwirkung eines Faktors Sache des physiologischen Experiments, das diese Wirkung durch Konstanthalten der übrigen Faktoren isoliert in Erscheinung treten läßt. Es gibt aber auch in der Natur genug Fälle, in denen ein Faktor so sehr vorherrscht oder auch in denen die übrigen Faktoren so wenig variieren, daß die Einzelwirkung mit Sicherheit hervortritt. So ist z. B. bei Wassertieren der Einfluß der Feuchtigkeit ausgeschaltet; im Gegensatz dazu schwanken im reinen Tropenklima die Temperaturen so wenig, daß der Einfluß der Feuchtigkeit dominiert, wie sich schon aus der scharfen Abgrenzung der Vegetationsformationen, wie Steppe, Galeriewald, Regenwald usw. ergibt. Daß ebenso die biotischen Faktoren leicht von den anderen zu trennen sind, braucht nur erwähnt zu werden, da Parasit und Wirt denselben abiotischen Faktoren des Standorts unterliegen und ihnen gegenüber nur in Sonderfällen verschieden reagieren.

Nach den vorstehenden grundsätzlichen Erörterungen über die Probleme des Massenwechsels werden wir im folgenden nur noch kurz auf die Einzelwirkung

[1]) Sachtleben, H., Die Forleule, *Panolis flammea Schiff.* Monogr. z. Pflanzenschutz Nr. 3, Berlin 1929.

[2]) Vgl. hierzu auch: Shelford, V. E., An experimental investigation of the relations of the codling moth to weather and climate. Bull. Illinois Nat. Hist. Surv. 16, 1927, 311—440 (Ref.: Rev. appl. entom. A. 15 [1927] 532).

der wichtigsten Faktoren mit einigen Beispielen eingehen und verweisen im übrigen auf die umfangreiche Literatur, deren wichtigste Schriften jeweils angeführt sind.

Witterung. Über die Beziehung der Witterung zur Vermehrung der Insekten liegt schon ein sehr ausgedehntes Beobachtungsmaterial vor.[1]) Die Wirkung der meteorologischen Faktoren spricht sich aus in dem Ablauf der Lebensfunktionen während des Wachstums und der Entwicklung, in der Überwinterung und Übersommerung, in der Fortpflanzung und Sterblichkeit (Stellwaag, S. 54). Ei, Larve, Puppe und Vollkerf werden dabei jeweils in anderer Weise beeinflußt werden, je nachdem sie frei zugänglich oder durch ihren Aufenthaltsort vor einzelnen Einflüssen geschützt sind. Im regulären Vermehrungsablauf der Insekten spielt der Winter nicht nur als Ruhepause, sondern auch als Faktor der Mortalität eine sehr große Rolle. „Zweifellos ist der Winter von allen Begrenzungsfaktoren mit der wichtigste. Trotzdem gilt im allgemeinen aber auch für ihn, daß er normalerweise im Zusammenwirken mit anderen Begrenzungsfaktoren nur den status quo ante wieder herstellt . . ." (Blunck, 1929, S. 11).

In seinen wichtigsten Zügen wird der Faktorenkomplex des Klimas durch das Zusammenwirken von Temperatur und Feuchtigkeit charakterisiert, deren Daten daher für den Vergleich des Gesamtklimas zu epidemiologischen Zwecken in der Regel ausreichen. Auch die Witterungsschwankungen in der engsten Umgebung eines Insekts, im standörtlichen Klima oder Kleinklima eines Habitat, verlaufen den makroklimatischen weitgehend parallel, so daß nur in bestimmten Einzelfällen und für eingehendere physiologische Untersuchungen besondere mikroklimatische Beobachtungen notwendig sind. Die Schwankungen von Temperatur und Feuchtigkeit sind z. B. innerhalb der Pflanzendecke, deren Dichte und Höhe entsprechend, gemildert und ergeben ein gemäßigteres Klima, während sie bei der Besonnung ausgesetzten Lagen rascher und extremer verlaufen.[2])

In sehr vielen Fällen ist die Verdunstung für die physiologische Wirkung meteorologischer Faktoren entscheidend, die sich aus Temperatur und relativer Feuchtigkeit unter Mitwirkung von Luftdruck, Bewölkung, Sonnenschein und Wind ergibt. „Da die Verdunstung zu verschiedenen oben genannten Faktoren in direkter Abhängigkeit steht, so ist sie der beste Gradmesser für die

[1]) Umfangreiche Zusammenstellungen der einschlägigen Schriften finden sich bei Friederichs (1930) und bei Uvarov, B. P., Weather and climate in their relation to insects. Conf. Emp. Meteorol., Agric. Sect., London **2**, 1929. (Deutsche Übers.: Wetter und Klima in ihren Beziehungen zu den Insekten. Zeitschr. angew. Entom. **17**, 1931, 156—177) und Uvarov, B. P., Insects and climate. Trans. ent. soc. London **79**, 1931, 1—247.

Ferner sind zu vergleichen: Bodenheimer, F. S., Über die Voraussage der Generationenzahl von Insekten. III. Die Bedeutung des Klimas für die landwirtschaftliche Entomologie. Zeitschr. ang. Entom. **12**, 1926, 91—122.

De Gryse, J. J., The relations of entomology to meteorology. Conf. Emp. Meteorol., Agric. Sect., London **2**, 1929, 148—167.

[2]) Als Einzeluntersuchung über das Pflanzenklima mit Angaben früherer Literatur erwähnen wir Chapman, R. N., Wall, R., Garlough, L., and Schmidt, C. T., A comparison of temperatures in widely different environments of the same climatic area. Ecology **12**, 1931, 305—322.

Wirkung all dieser Faktoren, also der wesentlichen atmosphärischen Einflüsse überhaupt, denn die sonstige Zusammensetzung der Luft kommt ökologisch wenig in Betracht" (Friederichs 1930, S. 187). Auch Uwarow (1930) bezeichnet die Verdunstung als den wichtigsten komplexen Faktor für die Regsamkeit und Entwicklung der Insekten; ihre Verwendung als Index der zusammenwirkenden meteorologischen Einflüsse ist aber bisher nicht sehr in Aufnahme gekommen, was wohl mit den Schwierigkeiten der Messung zusammenhängt.[1])

Die Verdunstung wird hier als Ausdruck einer regulären und automatischen Faktorenkombination gewertet, daneben können aber auch nur gelegentlich eintretende Kombinationen Bedeutung haben, z. B. für Insekten an der klimatischen Grenze ihres Verbreitungsgebietes. Auch kann der beherrschende Faktor im Entwicklungsverlauf eines Insektes wechseln; Beobachtungen an *Hylobius abietis* ergaben beispielsweise, daß die Lufttemperatur beim Erscheinen der Ausgangspopulation von dominierender und die Luftfeuchtigkeit von untergeordneter Wirkung ist, während die Luftfeuchtigkeit auf die tägliche Aktivität ausschlaggebender einwirkt (Fischer, s. o.).

Temperatur und Feuchtigkeit.[2]) Temperatur. Allgemein gilt für gemäßigtes Klima, daß Insekten im Herbst und Winter niedrigere Temperaturen aushalten als im Sommer. Extreme Temperaturen (kalte Winter oder zu heiße und zu kühle Sommer) bestimmen nicht nur die geographische Verbreitung der Insekten, sondern auch ihre Vermehrung im Verbreitungsgebiet. Das in dieser Hinsicht bestbekannte Insekt ist wohl der Baumwollkapselkäfer, *Anthonomus grandis*, der durch kalte Winter im nördlicheren Teil seines Verbreitungsgebietes so dezimiert wird, daß sich die Schäden im folgenden Sommer in engen Grenzen halten. Ebenso ist die Ausbreitung der San Joséschildlaus durch niedere Wintertemperaturen und geringe Stundenzahl optimaler Temperaturen im Sommer begrenzt. Beim Koloradokäfer hängt die Überwinterung nach Beobachtungen in Manitoba vom Schneefall und der Temperatur ab. Beim Fehlen einer Schneedecke dringt der Frost tiefer in den Boden ein und tötet die Käfer ab, die sonst durch die Schneedecke absolut geschützt sind. Spätfröste im Frühjahr, die das Kartoffellaub zum Absterben bringen und damit den Käfern zeitweilig die Nahrung nehmen und sie zwingen, vorübergehend in den Boden zurückzugehen, verringern die Entwicklungsgeschwindigkeit der Larven für eine Saison. Niedere Temperaturen im Juni verzögern die Eiablage und das Ausschlüpfen der Larven. Auch die Eigenschaft des Käfers, seine Eier zu verzehren, soll in Zeiten niedriger Temperatur besonders ausgeprägt sein.[3])

Nicht zu vernachlässigen ist auch die Bedeutung von Temperaturschwankungen, insbesondere von vorübergehender starker Abkühlung. Bei manchen

---

[1]) Über Verdunstungsmessung vgl. auch:

Harris, J. A., Kuenzel, J., Cooper, W. S., Comparison of the physical factors of habitats. Ecology **10**, 1929, 47—66 und

Buxton, P. A., The measurement and control of atmospheric humidity in relation to entomological problems. Bull. ent. res. **22**, 1931, 431—447.

[2]) Vgl. auch: Imms, A. D., Temperature and humidity in relation to problems of insect control. Ann. appl. biol. **19**, 1932, 125—143.

[3]) s. De Gryse, S. 149ff.

Insekten ist die Beschleunigung der Entwicklung unter variabler Temperatur und die Notwendigkeit eines Ruhestadiums bei niedriger Temperatur auch experimentell gezeigt worden.[1]) Es kommt eben immer auf die natürlichen Bedingungen an, unter denen ein Insekt lebt.

Feuchtigkeit. Die Wirkung der Feuchtigkeit auf Insekten spielt besonders in Beziehung auf die Kältewiderstandsfähigkeit eine wichtige Rolle. Dabei ist der Wassergehalt der Insekten wesentlich von demjenigen ihrer Nahrung abhängig. Bei Insekten, die in trockener Luft bzw. von trockener Nahrung leben, ist die Widerstandsfähigkeit gegen Austrocknung dadurch erhöht, daß ihr Wassergehalt zu einem großen Prozentsatz kolloidal gebunden ist und weitgehend unabhängig von der Luftfeuchtigkeit reguliert werden kann. Auch die Entwicklung der Insekten ist stark von dem Maß der ihnen zusagenden Feuchtigkeit beeinflußt. So begünstigt eine höhere Luftfeuchtigkeit die Entwicklung der Eier von Heuschrecken in trockenem Klima, während im feuchten Klima die Entwicklung der Eier durch Nässe gehemmt wird und viele durch Überflutung zugrunde gehen. In den Tropen, wo die Temperaturen relativ gleichförmig sind und die Niederschläge sehr schwanken, muß die Abhängigkeit der Insektenvermehrung von der Feuchtigkeit auffälliger in Erscheinung treten und ist daher z. B. die Vermehrung saugender Insekten bei Trockenheit besonders auffällig. Ebenso schränkt Nässe die Vermehrung am und im Boden lebender Insekten ein.

Wie schon aus der Erwähnung der Verdunstung ersichtlich, ist in der Kombination von Temperatur und Feuchtigkeit das weitaus wichtigste Zusammenwirken zweier klimatischer Faktoren und wohl überhaupt zweier Faktoren zu erblicken, denn ganz allgemein lassen sich, wie die Beobachtung lehrt und die neueren epidemiologischen Untersuchungen fast durchweg erwiesen haben, die Epidemien der Schadinsekten darauf zurückführen. Für unser Klima trifft somit zu, was wir einleitend schon erwähnt haben und was Knoche nach seinen Untersuchungen über Nonne und Kiefernspinner formuliert[2]) (S. 774): „Trockene warme Witterung begünstigt die Schädlinge, naßkalte dagegen wirkt hemmend auf ihre Entwicklung. Erstere ist so die unmittelbare Ursache der Entstehung von Massenvermehrungen, letztere die unmittelbare Ursache ihrer Beendigung." Zu beachten ist dabei, wie Knoche ebenfalls betont, neben der unmittelbaren Wirkung auf irgendwelche Stadien eines Schädlings die mittelbare über die Beeinflussung der Schädlingsfeinde und über die Beeinflussung der Nährpflanze.

Licht. Die Lichtwirkung ist noch wenig untersucht, da sie mit Wärme und Trockenheit kombiniert ist und die Trennung der Faktoren Schwierigkeiten bereitet. Es ist z. B. von manchen tropischen Insekten bekannt, daß sie in gut beschatteten Pflanzungen seltener schädlich werden, doch mag gerade hier die höhere und länger andauernde Luftfeuchtigkeit der wichtigere Faktor sein. Holzbewohnende Käfer legen vielfach ihre Eier an der Sonnenseite ab und

---

[1]) Näheres bei Imms 1931, S. 184ff.

[2]) Knoche, E., Schädling, Klima und Bekämpfung. Arb. Biol. Reichsanst. 16, 1929, 705—775.

können durch Beschattung (Schattenbäume) ferngehalten werden. Bei *Aphis rubiphila* ist (nach De Gryse) beobachtet, daß die Geschlechtsformen auftreten, wenn die Tagesdauer kürzer wird, und daß die Wärme hierauf keinen Einfluß hat. Neuere Versuche über den Einfluß des Lichtes auf die Insektenentwicklung sind von Friederichs und Steiner[1]) an *Melasoma aenea* und *Pieris brassicae* angestellt worden und ergaben, daß die Belichtung je nach der normalen Lebensweise des Insektes als Tageslicht- oder Dunkeltier sehr verschieden wirkt, aber jedenfalls bei der Untersuchung des Einflusses von Temperatur und Feuchtigkeit mitberücksichtigt werden muß.

Boden. Die Einwirkung der Bodenverhältnisse trifft, soweit sie nicht auf dem Wege über die Nährpflanze vor sich geht und demnach Ernährungsfrage ist, nur für die bodenbewohnenden Insekten bzw. bodenbewohnende Entwicklungsstadien zu. Sie äußert sich auch hier über andere Faktoren, insbesondere Wärme und Nässe, Sauerstoff und Kohlensäure.[2])

Nahrung. Die Verbreitung und Vermehrung der Tiere ist vom Vorhandensein ausreichender Nahrung abhängig. Bei den Schädlingen der Kulturpflanzen ist dieses Vorhandensein im allgemeinen ebenso selbstverständlich, wie notwendig und die Beziehung fällt erst dann in die Augen, wenn besondere Verhältnisse vorliegen. Wenn z. B. Insekten auf einen bestimmten Alters- und Entwicklungszustand der Nährpflanze angewiesen sind, kann eine Verschiebung im Erscheinen des Insekts oder Eintritt des Zustandes der Pflanze die Vermehrung unterbinden oder Massenvermehrung begünstigen (z. B. Fritfliege, Blüten- und Fruchtinsekten). Die Abhängigkeit wird praktisch ausgenutzt bei der Ausrottung und Verhütung der Ausbreitung von Schädlingen durch Schaffung von Zonen, in denen der Anbau der Nährpflanze ausgesetzt wird; dabei müssen auch Unkräuter, die als Überhälter dienen können, berücksichtigt werden. In Gegenden sehr starken Auftretens der Obstmade ist beobachtet worden, daß sie nach Vernichtung aller Blüten durch Frost im nächsten Jahr nur noch so spärlich vorkommt, daß mehr als das $1\frac{1}{2}$fache eines normalen Ertrages geerntet wird.[3])

Klar beleuchtet wird die Rolle der Nahrung durch die Kalamitäten der forstschädlichen Borkenkäfer (z. B. *Ips typographus*), die stets erst dann entstehen, wenn diese ursprünglichen Schwächeparasiten nach Stürmen oder starken Schneefällen große Massen geworfenen Holzes, das nicht rechtzeitig aufgearbeitet werden kann, vorfinden. Sie vermehren sich daran übermäßig und befallen dann gesunde ältere Bestände; der Rückgang der Kalamität stellt sich erst nach etwa 3jähriger Dauer ein.[4])

[1]) Friederichs, K., und Steiner, P., Licht und Insektenentwicklung. Zentralbl. Bakt. etc. II. Abt. 80, 1930, 71—77.

[2]) Darstellungen der Bodenökologie finden sich bei Friederichs (1930, S. 212ff.) und Francé, R. H., Das Edaphon, Untersuchungen zur Ökologie der bodenbewohnenden Mikroorganismen. 2. Aufl. Stuttgart 1921.

[3]) Allgemeines über die Ernährungsweise der Insekten in der ausführlichen Übersicht: Uvarov, B. P., Insect nutrition and metabolism. A summary of the literature. Transact. entom. soc. London 1928 pt. II, 255—343.

[4]) Wilke, s. o.

Über die Abhängigkeit der Entwicklungsdauer im besonderen von der Quantität und Qualität der Nahrung hat Börner[1]) Untersuchungen an der Reblaus angestellt. Er betont, daß die Nahrung als dritter wesentlicher Grundfaktor neben Temperatur und Feuchtigkeit zu berücksichtigen ist. „Es ist unmöglich, die Entwicklungsphasen, etwa eines Insektes, lediglich nach der Temperaturkurve anzugeben. Auch genügt nicht die gleichzeitige Verwertung der Anpassung an verschiedene Feuchtigkeitsgrade. Erst wenn außerdem die Nahrungsverhältnisse, und zwar nicht nur nach allgemeinen Gesichtspunkten, sondern in ihrer Abhängigkeit vom Wechsel der Jahreszeiten in deren allseitiger Auswirkung, berücksichtigt werden, gelingt die formelhafte Darstellung spezieller biologischer Verhältnisse. Darüber hinaus bietet das Leben natürlich weitere Abhängigkeiten von den verschiedensten Umweltfaktoren . . ." (S. 125).

Der Einfluß der Nahrungsmenge und -beschaffenheit auf Fruchtbarkeit und die Körpergröße ist allgemein bekannt und schon mehrfach untersucht. Wir erwähnen hier nur die Beobachtung von Arendsen Hein[2]) an Larvenarten von *Tenebrio:* „Bei guten Ernährungsverhältnissen einer beliebigen Zucht werden die kleinsten Käfer in einem früheren, die größten in einem späteren Zeitabschnitt der ganzen Metamorphosendauer erscheinen . . ." (S. 158).

Man ist gegenwärtig vielfach, und am meisten in der Waldwirtschaft, wo diese Anschauung eine weitreichende Wirkung ausübt, geneigt, den ausgedehnten Monokulturen den entscheidenden Anteil am Zustandekommen von Kalamitäten zuzuschreiben. In vielen Fällen wird dies auch zutreffen, wenn klimatische Begünstigung der Vermehrung und ungenügende Einwirkung von Parasiten hinzukommt. Das Problem liegt aber doch nicht so einfach und man kann geltend machen, daß ausgedehnte Monokulturen und moderne Betriebsweise auch die entgegengesetzte Wirkung haben können. Das Fehlen von Nebenwirten, die einheitliche Wachstums- und Reifezeit, bei einjähriger Kultur das Abräumen der Felder nach der Ernte und der Fruchtwechsel müssen ebensosehr zur Unterdrückung vieler Schädlinge beitragen, wie die Einzelkultur manche von ihnen begünstigt. Die Erfahrung an großen natürlichen Einzelbeständen wie an verstreut stehenden wilden Pflanzen lehrt auch, daß beide ebenfalls von periodischen Massenvermehrungen heimgesucht werden. Es bleibt also im Einzelfall und beim einzelnen Schädling ebenso wie für jeden anderen Faktor durch nähere Untersuchung nachzuweisen, ob die Monokultur einen wesentlichen Faktor des Massenwechsels bildet.

Auf der Nahrungsauswahl beruht die allgemeine Tatsache der Spezialisation der Insekten auf bestimmte Nährpflanzen. Die überwiegende Mehrzahl der Insekten und im besonderen der pflanzenschädlichen ist auf eine oder wenige, in der Regel nahe verwandte Pflanzenarten beschränkt (monophag oder oligophag); die übrigen befallen zahlreiche Arten (polyphag oder pantophag).[3])

[1]) Börner, C., Über den Einfluß der Nahrung auf die Entwicklungsdauer von Pflanzenparasiten nach Untersuchungen an der Reblaus. Nebst allgemeinen Bemerkungen über Anfälligkeit, Resistenz und Immunität. Zeitschr. angew. Entom. 13, 1928, 108—128.

[2]) Arendsen Hein, S. A., Larvenarten der Gattung *Tenebrio* und ihre Kultur. Entom. Mitt. 12, 1923, 121—159.

[3]) Untersuchungen hierüber liegen von Heikertinger vor; Lit. bei Friederichs, S. 330.

Die Bevorzugung zusagender Nährpflanzen und stärkere Vermehrung an diesen fällt mit der Prädisposition der Pflanzen für Insektenbefall zusammen, die schon erwähnt worden ist.[1]) Der Wasserhaushalt spielt hierbei die wichtigste Rolle, daneben kommen aber auch Nährstoffe, wie Stickstoff und insbesondere Kali in Frage. Der Einfluß des Kalis auf die Blutlaus ist vielfach beobachtet; über den Einfluß der Mineraldüngung auf Blattläuse hat O. Loew einige Angaben und eigene Beobachtungen zusammengestellt, nach denen Pflanzen bei Kalidüngung wenig oder nicht befallen werden, während Stickstoff- und Phosphorsäuredüngung den Befall begünstigen.[2])

Da bei der Düngung vielfach die Wirkung auf das Pflanzenwachstum und auch eine direkte insektizide Wirkung mitspielen, bedürfen solche Fälle einer näheren Untersuchung, um die Wirkung der Nahrungsbeschaffenheit auf Anziehung und Vermehrung der Insekten klarzustellen. Dies geht auch aus den Angaben von Holdefleiß[3]) über stärkere Insektenschäden an Rüben bei Phosphorsäure- und Kalimangel hervor.

Biotische Faktoren. Die biotischen Faktoren der Massenvermehrung von Insekten umfassen als hemmende Faktoren die Parasiten und Räuber, die bakteriellen und pilzlichen Krankheiten und die Raum- und Nahrungskonkurrenten. Ein Beispiel einer begünstigenden Einwirkung ist das symbiontische Verhältnis von Ameisen zu den Blatt- und Schildläusen. Im weiteren Sinne gehören hierher auch Verhältnisse der zur Ernährung dienenden Pflanze, die im vorhergehenden Abschnitt schon erwähnt sind. Eine größere Bedeutung als Hauptfaktoren von Gradationen kommt nur den Biophagen, parasitischen und räuberischen Insekten, zu, von denen Schlupfwespen, Tachiniden und Coccinelliden die wichtigsten sind.[4]) Die eine Zeitlang herrschende Überschätzung der Biophagen, die man bei Verfechtern der „Selbstregulierung" der Biozönosen gelegentlich noch antrifft, erhielt ihren Anstoß durch die ersten großen Erfolge der biologischen Bekämpfung und weiterhin durch die Tatsache, daß das Zusammenbrechen von Massenvermehrungen (die Retrogradation) oft durch Parasiten, Krankheiten usw. verursacht oder wenigstens von solchen begleitet ist.

---

[1]) Siehe S. 149. Vgl. insbesondere:

Lees, A. H., Insect attack and internal condition of the plant. Ann. appl. biol. **13**, 1926, 506—515;

Mumford, E. P., Cotton stainers and certain other sapfeeding insect pests of the cotton plant. London 1926 (mit zahlr. Literaturangaben);

Mumford, E. P., and Hey, D. H., The water balance of plants as a factor in their resistance to insect pests. Agric. Journ. India **25**, 1930, 330—331. (Nature **125**, 1930, 411.)

[2]) Loew, O., Blattläuse und Düngung. Ernährg. d. Pflanze **20**, 1924, 25; weitere Beispiele vgl. Faesler, Die Kalisalze als Pflanzenschutzmittel. Landw. Lehrhefte Nr. 4, 2. Aufl. Berlin 1930.

[3]) Holdefleiß, P., Erhöhte Wirkung von Insektenschäden an Zuckerrüben bei Phosphorsäuremangel. Das Superphosphat **6**, 1930, 195—197.

[4]) Vgl. Stellwaag, F., Die Schmarotzerwespen (Schlupfwespen) als Parasiten. Monogr. angew. Entom. Nr. 6, Berlin 1921.

Baer, W., Die Tachinen als Schmarotzer der schädlichen Insekten; ihre Lebensweise, wirtschaftliche Bedeutung und systematische Kennzeichnung. Berlin 1921.

Schilder, F. A. und M., Die Nahrung der Coccinelliden und ihre Beziehung zur Verwandtschaft der Arten. Arb. Biol. Reichsanst. **16**, 1929, 213—282.

Schlupfwespen und Raupenfliegen „sind bei allen Raupenkalamitäten eine sichere Begleiterscheinung, und ihnen haben wir es in erster Linie zu danken, daß der Ausbreitung dieser Schädlinge zeitlich eine relative enge Grenze gesteckt ist, und daß ihnen unsere Wälder nicht schon längst restlos zum Opfer gefallen sind" (Eidmann[1]).

Aber den Beispielen von Zusammenbruch und Beendigung von Gradationen durch Biophagen stehen ebenso viele Beispiele gegenüber, in denen sowohl Massenzunahme als auch Rückgang ganz ohne wesentliche Beteiligung von Biophagen vor sich gehen, da es zahlreiche Schädlinge gibt, die nicht nennenswert von Parasiten befallen werden. Über die Bedeutung der Vogelwelt gegenüber Massenvermehrungen sind die Urteile, von günstigen Ausnahmen abgesehen, nicht einheitlich. Eine gewisse prophylaktische Wirkung ist aber nicht zu bestreiten. Die Frage der Bedeutung der Vögel wird bei der biologischen Bekämpfung im 6. Bande dieses Handbuches eingehender behandelt werden.

Besonders von der Witterung und Standortsfeuchtigkeit abhängig sind die Krankheiten der Insekten, z. B. *Empusa aulicae*, über deren normales Auftreten wenig bekannt ist. Sie treten im feuchtwarmen Tropenklima regelmäßiger auf als im gemäßigten Klima, werden aber immer erst dann auffällig, wenn sie sich auf dem Höhepunkt einer Vermehrung stärker ausbreiten, und sind daher epidemiologisch noch wenig bearbeitet. Aber auch den Biophagen kommt nur eine sekundäre epidemiologische Bedeutung gegenüber dem Klima und der Nahrung zu, die insbesondere Thompson (1929) auch aus allgemeinen Erwägungen abgeleitet hat. Normalerweise spielen sie dagegen bei den meisten Insekten die Rolle eines Begrenzungsfaktors, der zusammen mit der sonstigen Mortalität die Aufrechterhaltung des dauernden Bestandes gegen die natürliche Vermehrungsfähigkeit der Insekten sichert. Da die Feinde und Krankheiten der Insekten ihrerseits in ganz ähnlicher Weise den Witterungseinflüssen unterliegen wie ihre Wirte, so stellt ihre Vermehrung eine mittelbare Wirkung dieser Faktoren dar. Bedeutung gewinnen sie erst dann, wenn die Ansprüche des Parasiten anders sind als diejenigen des Wirtes. Von den meisten wichtigen Schädlingen kennt man jetzt die vorkommenden Parasiten und Feinde, da ihre Bearbeitung mit Rücksicht auf die biologische Bekämpfung allgemein üblich geworden ist. Auch die theoretische Möglichkeit der Parasitenwirkung ist von Zwölfer (1930) und insbesondere von Thompson[2]) rechnerisch eingehend behandelt worden. Beispiele einer klaren Darstellung der Mitwirkung von Biophagen bei Massenvermehrungen sind aber sehr spärlich; wir erwähnen hier die genauen Aufnahmen von Sachtleben (s. o.) bei einer Forleulenvermehrung.

Die folgenden Beispiele einiger Schadinsekten, deren Massenwechsel in neuerer Zeit näher untersucht wurde, bestätigen im ganzen die Richtigkeit der geringeren

---

[1]) Eidmann, H., Der Kiefernspanner in Bayern 1925 mit besonderer Berücksichtigung des Parasitenproblems. Zeitschr. ang. Entom. **12**, 1926, 51—90.

[2]) Thompson, W. R., A method for the approximate calculation of the progress of introduced parasites of insect pests. Bull. Entom. Res. **17**, 1927, 273—277; On the effects of mechanical control on the progress of introduced parasites of insect pests. Bull. Entom. Res. **18**, 1927, 13—16; On the relative value of parasites and predators in the biological control of insect pests. Bull. Entom. Res. **19**, 1929, 343—350.

Einschätzung der Biophagen im Vergleich zu den klimatischen Einflüssen. Die Nonnenvermehrung ist nach Knoche[1]) (S. 750) die unmittelbare Wirkung warmer, trockener Witterung. Nur in Beständen, die für den Schädling klimatisch und örtlich weniger günstig liegen, tritt eine mittelbare Wirkung der Witterung durch die Schädlingsfeinde zutage. Bei der Forleule ist die Witterung unter bestimmten Bedingungen der Bodenbeschaffenheit und der Bestandesverhältnisse für Entstehung und Dauer der Kalamitäten entscheidend, deren Beendigung dagegen durch Krankheiten und Parasiten geschieht (Sachtleben[2]), S. 94ff.). Beim Kiefernspanner *(Bupalus piniarius)* wirken nach Escherich (1931, S. 503) in erster Linie meteorologische Verhältnisse gradationsauslösend; auch beim Zusammenbruch der letzten Kalamitäten waren die Parasiten nicht wesentlich beteiligt. Vom Kiefernspinner *(Dendrolimus pini)* wird berichtet, daß seine Vermehrung durch Aufeinanderfolge warmer Sommer begünstigt wird und der Fraß gewöhnlich mit einem massenhaften Absterben der angestochenen oder verpilzten Raupen endigt.[3]) Aus der Beschreibung des Apfelblattsaugers von Speyer[4]) geht hervor, daß Parasiten und Feinde keine wesentliche Rolle bei der Gradation spielen. Nach Brittain wird er besonders in nördlichen Ländern mit feuchtem Klima schädlich; zu dichte Pflanzung begünstigt sein Auftreten ebenfalls. Bei der Rübenfliege sind die Parasiten ein sehr wesentlicher Faktor der Vermehrung. Bei kühler Witterung verläuft die Entwicklung der Fliege normal, während diejenige der Parasiten gehemmt wird; die Rübenfliegenjahre setzen daher nach Sommern mit unternormaler Temperatur ein. Die Parasiten sind also entscheidend für das Zustandekommen der Epidemie, die mittelbar klimatisch bedingt ist. Es liegt hier ein Fall vor, daß sich ein zeitweiliges Versagen der natürlichen Feinde katastrophal auswirkt (Blunck 1929).

Da die Parasiten ein sekundärer Faktor in der Begrenzung des Massenwechsels sind, spielt der Prozentsatz der Parasitierung nicht die Rolle, die man zu erwarten geneigt ist. Über seine Wirksamkeit entscheidet die Vermehrungsfähigkeit des Insektes, das angegriffene Stadium, die Zahl der jährlichen Generationen und vor allem die sonstige, durch die anderen Faktoren bedingte Mortalität. Daher kann auch eine an sich geringe Parasitierung große Bedeutung haben, wenn die sonstige Vernichtung groß ist und dann der restliche Überschuß über die zur Erhaltung des dauernden Bestandes notwendige Vermehrung ausgeschaltet wird. Berechnungen hierüber sind an der Forleule[5]), der Rübenfliege[6]) (und Blunck, 1929) und anderen Insekten angestellt worden.

---

[1]) Knoche, E., Schädling, Klima und Bekämpfung. Arb. Biol. Reichsanst. **16**, 1929, 705—775.

[2]) Sachtleben, H., Die Forleule, *Panolis flammea Schiff.* Monogr. f. Pflanzenschutz. Nr. 3, Berlin 1929.

[3]) Dingler, in Heß-Beck, Der Forst-Schutz. 5. Aufl. I. Band. Neudamm 1927 (S. 450).

[4]) Speyer, W., Der Apfelblattsauger *Psylla mali Schmidberger.* Monogr. z. Pflanzenschutz. Nr. 1, Berlin 1929.

[5]) Sachtleben, H., Beiträge zur Naturgeschichte der Forleule, *Panolis flammea Schiff.* (Noct., Lep.), und ihrer Parasiten. Arb. Biol. Reichsanst. **15**, 1928, 437—536.

[6]) Bremer, H., und Kaufmann, C., Die Rübenfliege, *Pegomyia hyoscyami Pz.* Monogr. z. Pflanzenschutz. Nr. 7, Berlin 1931.

Von Muir[1]) wird noch die Beobachtung angeführt, daß Parasiten sich bei vorhandener großer Anzahl des Wirtes sehr stark vermehren, daß ihre Vermehrung aber mit derjenigen des Wirtes nachläßt, so daß bei geringer Anzahl des Wirtes auch das Parasitierungsprozent niedrig ist. Dadurch kommt eine Konstanz in der Vermehrung beider zustande und die sonst zu erwartende Ausrottung des Wirtes tritt nicht ein. Die für das Ansteigen der Gradationen aufgestellten Berechnungen treffen also bei deren Rückgang nicht mehr zu.

Nach allen neueren Beobachtungen und Untersuchungen ist das herrschende Urteil über die Rolle der Parasiten beim Massenwechsel gerechtfertigt, das Blunck (1930) wie folgt zusammenfaßt: „Die Biophagen und insbesondere monophage Schmarotzer können im allgemeinen das Aufkommen von Massenvermehrungen bei Insekten nicht von vornherein verhindern, sie bremsen aber oft Tempo sowie Ausmaß der Übervermehrung und beschleunigen den Zusammenbruch."

Auf der Anwendung des biotischen Begrenzungsfaktors beruht die biologische Bekämpfung der Schädlinge durch ihre natürlichen Feinde. Sie setzt eine genaue Kenntnis von deren Lebensweise und der gegebenen natürlichen Einschränkung der Vermehrung *(natural control)* durch sämtliche Faktoren voraus und hat daher den Anstoß zur Erforschung der Parasiten und weiterhin vielfach auch der abiotischen Faktoren gegeben. Eine umfassende Formulierung aller ökologischen Einwirkungen begegnet allerdings großen Schwierigkeiten, doch ist die annähernde Abschätzung der Wirksamkeit des Hauptfaktors der natürlichen Einschränkung einfacher. Ein solches Beispiel einer tabellarischen Aufnahme der auf die einzelnen Stadien eines Insektes einwirkenden biotischen Begrenzungsfaktoren und ihres Wirkungsgrades hat Taylor[2]) neuerdings gegeben.

Die Anwendungsmöglichkeit der einzelnen Kategorien von Feinden und Krankheiten ist sehr verschieden und bisher nur auf wenige Gruppen derselben beschränkt. Pathogene Organismen, die in der Natur zuweilen sehr wirkungsvoll sind, können mit vereinzelten Ausnahmen praktisch gegen Insekten nicht mit Erfolg verwendet werden. Fressende Wirbeltiere haben im allgemeinen wenig Bedeutung; praktisch ausnützen lassen sich davon bis zu einem gewissen Grade Vögel und Fledermäuse. Als wichtigste und nützlichste Gruppen bleiben die entomophagen Insekten, Schlupfwespen, Tachinen und Coccinelliden, mit denen die Haupterfolge der biologischen Bekämpfung erreicht worden sind.[3]) Voraussetzung ihrer Verwendung ist, daß sie bequem und dauernd in Perioden gezüchtet werden können, in denen sie in der Natur ruhen und in denen ihre Wirte entweder ebenfalls ruhen oder nicht in einem von den Para-

---

[1]) Muir, F., The critical point of parasitism and the law of Malthus. Bull. entom. res. **22**, 1931, 249—251.

[2]) Taylor, R. L., The natural control of forest insects. I. The white pine weevil. *Pissodes strobi Peck*. Journ. Forestry **28**, 1930, 546—551.

[3]) Vgl. u. a. Thompson, W. R., The biological control of insect and plant pests. London, Stat. Office, 1930; The principles of biological control. Ann. appl. biol. **17**, 1930, 306—338. Myers, I. G., The principles of biological control. Trop. Agriculture 6, 1929, 163—165.

siten angreifbaren Stadium vorhanden sind. Außerdem muß für ihre Zucht ein leicht zugänglicher oder ebenfalls bequem züchtbarer Wirt vorhanden sein. Nach Thompson hängt die Wirksamkeit von der relativen Vermehrungsfähigkeit von Wirt und Parasit ab. Sie muß bei dem Parasiten gleich groß oder größer sein, als beim Wirt. Bei gleichbleibender Anzahl des zu bekämpfenden Wirtes ist die Einführung eines neuen Parasiten unmittelbar erfolgreich. Im allgemeinen wird auch eine einzelne Art eines Parasiten oder Feindes nicht ausreichen, um einen Wirt in seinem ganzen Schadgebiet niederzuhalten, und wird daher gewöhnlich die Einfuhr mehrerer Parasiten notwendig. Außerdem müssen vielfach chemische oder mechanische Methoden oder Kulturmaßnahmen als ergänzende Bekämpfung angewendet werden.

Für die Durchführung einer biologischen Bekämpfung gibt es zwei Möglichkeiten, die Einführung fremder und die Massenzucht einheimischer oder eingebürgerter Parasiten. Am meisten Aussicht hat die Einführung fremder Parasiten, die aber von besonders günstigen Vorbedingungen abhängt. Die zu bekämpfenden Insekten müssen selbst erst eingeschleppt sein, und zwar ohne die natürlichen Feinde ihrer Heimat; sie müssen ferner in ihrer neuen Umgebung eine beschränkte Fauna vorgefunden haben und schließlich muß das Klima möglichst warm und gleichförmig sein, damit sich die eingeführten Parasiten ungehindert vermehren können. Wo dies nicht zutrifft, ist man auf die Zucht einheimischer Parasiten angewiesen, die jedesmal bei Bedarf ausgesetzt werden. Dies ist mit größeren Schwierigkeiten verbunden und hat daher von vornherein weniger Aussicht auf Erfolg. Die tatsächlich erreichten Erfolge beider Verfahren liegen fast ausschließlich in warmen Ländern, wo ein gleichmäßiges Klima die Erhaltung und Vermehrung der eingeführten und die örtliche Ausbreitung der ausgesetzten Parasiten unterstützt.

Innere Faktoren. Bisher sind die Umweltsfaktoren, die auf den Massenwechsel einwirken, erörtert worden. Es ist aber abschließend noch zu erwähnen, daß in neuerer Zeit öfters darauf hingewiesen wurde, daß dabei neben diesen exogenen Faktoren auch innere Faktoren mitwirken können. So hat Voelkel[1]) bei Beobachtungen am Kiefernspanner, *Bupalus piniarius L.*, und anderen Insekten, die periodische Massenvermehrungen zeigen, gefunden, daß sich innerhalb des Verlaufes einer Gradation die morphologischen und physiologischen Eigenschaften der Generationen ändern. „Bei der Vorbereitung zu einer Massenvermehrung nimmt die Größe und das Gewicht der Puppen, die Länge der Eischläuche der Falter und die Zahl der abgelegten und entwicklungsfähigen Eier von Generation zu Generation zu, um dann nach Erreichen eines bestimmten Höhepunktes (Kulminationspunkt der Massenvermehrung) von Generation zu Generation wieder abzunehmen." Schädliche Einflüsse, wie z. B. Gifte, nach Erreichen des Kulminationspunktes verstärken die Retrogradation bei allen nachfolgenden Entwicklungsstadien. „Es wird gewissermaßen ... die nächste Generation übersprungen und der Zustand der übernächsten Generation erreicht."

[1]) Voelkel, H., Vorläufige Mitteilung über den gesetzmäßigen Ablauf der Massenvermehrung von Insekten. Nachrichtenbl. D. Pflanzenschutzd. 10, 1930, 44.

Auch Horn[1]) betont die Möglichkeit, daß endogene Vorgänge, die mit der Konstitution im Zusammenhang stehen, als Hauptfaktoren bei der Massenvermehrung mitwirken können, und äußert dabei sehr bemerkenswerte Einwände gegen die Alleinschätzung der klimatischen und der exogenen Faktoren überhaupt. Einstweilen liegen aber noch keine näheren Untersuchungen zu dieser Frage vor, und die Erwähnung der Giftschädigung im Voelkelschen Beispiel weist darauf hin, daß auch konstitutionelle Änderungen eine indirekte Wirkung von Außeneinflüssen sein können. In diesem Zusammenhang ist eine Bemerkung von Escherich (1931, S. 68) anzuführen, der darauf aufmerksam macht, daß die Gradation mancher Großschädlinge eine mehr oder weniger gleichbleibende charakteristische Ablaufkurve sowohl bezüglich der Gesamtdauer, als auch der Dauer der einzelnen Phasen (Vorbereitungsjahr, Prodromalstadium, Eruptionsstadium und Krisis) aufweisen. „Auch dieses Moment scheint darauf hinzudeuten, daß außer den klimatischen Einflüssen auch noch andere Faktoren im Spiele sind."

Es ist wohl in der ganzen Massenwechselfrage immer wieder zu viel Gewicht auf eine allgemeine Bewertung von einzelnen Faktoren gelegt worden, während die eigentliche Aufgabe, wie auch das Auftauchen dieses letzterwähnten Problems zeigt, darin liegt, die jeweils entscheidenden Faktoren aus dem gesamten Komplex herauszulösen. „So haben allgemeine Sätze über die wichtigste Ursache der Gradation keinen Wert. Vielmehr muß für jeden Organismus besonders untersucht werden, welche Faktoren an den verschiedenen Orten seine Zahlen regulieren, bzw. seine Gradation einleiten oder abschließen" (Martini, 1930).

[1]) Horn, W., Einige Bedenken gegen neuere Anschauungen über Massenvermehrung von Insekten. 4. Wandervers. D. Entomologen in Kiel, Berlin 1930, 43—50.

Spezieller Teil

Erster Abschnitt

Pflanzenernährung und Pflanzenkrankheiten

Von

Regierungsrat Dr. F. Merkenschlager

Biologische Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Berlin-Dahlem

I. **Allgemeine nichtparasitäre Phytopathologie.** Einleitung. Methoden zur Diagnostik nichtparasitärer Pflanzenkrankheiten. — Die äußeren Symptome. Möglichkeiten und Gefahren der Farbendiagnostik. — Die biochemischen Symptome. — Pathologie des Mineralstoffwechsels. — Pathologie der Unterernährung. Mangelerscheinungen. — Pathologie der Überernährung. Übersalzung, Salzempfindlichkeit. — Reizpathologie. — Pathologie der enzymatischen Vorgänge. — Autintoxicationen.

II. **Spezielle nichtparasitäre Phytopathologie.** Störungen des ökologischen Gleichgewichtes. — Kalkempfindliche Pflanzen — Säureempfindliche Pflanzen. — Einzeldarstellungen spezieller Pathologie. Herz- und Trockenfäule der Rübe. Die Dörrfleckenkrankheit des Hafers. Die Weißährigkeit der Gräser. Degenerative Ernährungsstörungen.

I. Allgemeine nichtparasitäre Phytopathologie

Einleitung:

Methoden zur Diagnostik nichtparasitärer Pflanzenkrankheiten

Die Diagnostik nichtparasitärer Pflanzenkrankheiten besitzt, soweit die erkrankte Pflanze an ihrem Standort, in ihrem „Milieu" studiert werden kann, eine Reihe von Hilfsmöglichkeiten. Dagegen ist eine richtige Diagnose an isolierten Pflanzen im Laboratorium nur selten möglich und eigentlich nur dann, wenn typische Symptome, die nur für eine bestimmte Krankheitsform spezifisch sind, vorliegen. Die Phytopathologen, welche in der Vegetationszeit die Krankheit eingeschickter isolierter Pflanzen bestimmen sollen, müssen in der Regel Rückfragen nach Eigentümlichkeiten des Standortes stellen, und auch nach Einholung der Anamnesen sind die ökologischen Anhaltspunkte im allgemeinen zu spärlich, als daß sie zur Diagnose verhelfen könnten.

Seit Jahren sucht man in der Phytopathologie nach diagnostischen Hilfsmitteln, um nach Art der Humanmedizin durch Prüfung von Flüssigkeiten (bei Pflanzen Zellsäften) Einblicke in den inneren Krankheitszustand von Pflanzen zu gewinnen. Aber es hat sich immer wieder gezeigt, daß die Pflanze eben doch ein offenes System ist gegenüber dem geschlossenen System menschlicher und tierischer

Organismen. Zwar ist in der stoffwechselkranken Pflanze eine Reihe von pathologischen Vorgängen biochemisch greifbar, aber keine Reaktion ist spezifisch. Eine umfangreiche Literatur handelt von der Biochemie pathologischer Pflanzen. Hauptsächlich über den enzymatischen Apparat kranker Pflanzen liegen viele Untersuchungen vor (Katalasen, Oxydasen), aber für die praktische Phytopathologie konnten daraus keine sicheren Unterlagen gewonnen werden. Gelegentlich fand man Anhäufung von Aminosäuren in kranken Pflanzen (in rollkranken Kartoffeln Boas[1]), in chlorotischen Lupinen Merkenschlager[2]) und Munkelt[3])). Von größerer diagnostischer Bedeutung ist der Nachweis der Stärkeschoppung geworden (im Kartoffelblatt und im Buchweizenblatt). Aber die Ausführung der Reaktion setzt voraus, daß die Pflanzen im Laboratorium noch frisch gehalten werden können und daß die Blätter zur Jodprobe noch vor Tagesanbruch abgenommen werden. Auch bei den Aziditätsmessungen pflanzlicher Säfte, welche namentlich in letzter Zeit in Übung waren, haben sich bedeutende Schwierigkeiten ergeben, wenngleich sich gezeigt hat, daß zwar ein bestimmter Aziditätsgrad für jede Art spezifisch ist und mit bemerkenswerter Zähigkeit festgehalten wird (beispielsweise von kalkfeindlichen Pflanzen nach einer Kalkung[4])), daß aber doch auch Abweichungen in pathologischen Fällen vorliegen. Jedenfalls sind biochemische Methoden heute noch keineswegs brauchbar, der Phytopathologe ist bei Laboratoriumsuntersuchungen in der Hauptsache auf die Symptomatologie äußerer Erscheinungen angewiesen, wenn Krankheitsbilder vorliegen, bei denen das Vorhandensein infektiöser Ursachen auszuschließen ist.

Im Freiland stützt sich die Diagnostik in der Hauptsache auf ökologische Gesichtspunkte. Hier ist zunächst festzustellen, ob die Depression scharf abgegrenzt ist oder das ganze Feld gleichmäßig niederhält. Im erstgenannten Falle sind Boden- oder Düngungseinflüsse, nicht selten auch Nachwirkungen der Vorfrucht, in Rechnung zu ziehen. Handelt es sich um Unterschiede im Boden, so gibt die Beachtung der Unkrautflora, namentlich hinsichtlich der Bodenreaktion und des Untergrundes oft wertvolle Fingerzeige.[5]) Ist die Depression ohne schärfere Abgrenzungen gegen gesündere Ackerteile, dann sind häufig Rückfragen nach allgemeinen Witterungskonstellationen, nach der Bestellzeit und nach der Beschaffenheit des Saatgutes notwendig. Bei den sehr verschieden gearteten Konstitutionen im Pflanzenreich ist eine schematische Entwicklung der Fragestellungen nicht möglich. Doch dient die Einhaltung einer gewissen Fragenfolge der Schulung und Schärfung des biologischen Blickes und ist nützlich für den Phytopathologen und den Landwirt.

[1]) Boas, F., Beiträge zur Kenntnis des Kartoffelabbaues. Zeitschr. f. Pflanzenkr. 1919, Bd. 29, S. 174.

[2]) Merkenschlager, F., Die Chlorose der Lupine auf Kalkböden. Fühlgs landw. Zeitg. 1921, Bd. 70, S. 20.

[3]) Munkelt, W., Versuche zur Stoffwechselpathologie der Kulturpflanzen. Angew. Bot. 1927, Bd. 9, S. 41.

[4]) Kappen, H., Untersuchungen an Wurzelsäften. Landw. Versuchsstat. 1918, Bd. 91, S. 15.

[5]) Steyer, K. und Eberle, G., Die Unkrautflora der Äcker und ihre Bedeutung als biologisches Reagens auf den Reaktionszustand ihrer Böden. Arb. d. B.R.A. 1929, Bd. 16, S. 325.

Die äußeren Symptome

Möglichkeiten und Gefahren der Farbendiagnostik

Chlorosen und örtlich begrenzte Chlorophylldefekte. Melanosen. Pathologische Anthozyanbildung. Hyperchlorophyllierung.

Chlorosen und örtlich begrenzte Chlorophylldefekte

Phytopathologische Vorgänge finden häufig ihren äußeren Ausdruck in einer mangelhaften Bildung des Blattfarbstoffes (Chlorosen) oder in einer frühzeitigen Zersetzung und Zerstörung des Chlorophylls (Chlorophylldefekte). Chlorotische Erscheinungen können durch ganz verschiedene Ursachen hervorgerufen werden. Nachdem die Mitwirkung des Eisens zur Bildung des Blattfarbstoffes erkannt war, ohne daß das Eisen selbst im Molekülkomplex des Chlorophylls nachgewiesen werden konnte, brachte man zunächst die Chlorosen mit allgemeinem Eisenmangel in Verbindung. Später, nachdem Willstätter das Magnesium als wesentlichen Bestandteil des Chlorophylls beschrieben hatte, trat das Magnesium mehr in den Vordergrund der Beachtung. Ein verringerter Magnesiumgehalt chlorotischer Blätter ist aber durchaus nicht die Regel. v. Euler und Runehjelm[1]) konnten feststellen, daß der Gehalt der chlorotischen Keimblätter von *Albina*-Gersten wesentlich unter dem der chlorophyllnormalen liegt, während die chlorophylldefekten Teile von Pelargonien mehr Totalmagnesium als die normalchlorophyllierten enthielten. Die früheren Unterscheidungen der Chlorophyllpathologie in ikterische und chlorotische Formen haben nur eine geringe symptomatologische Bedeutung. Unter *Ikterus* verstand man die Gelbsucht, welche das Blatt erst nach vollzogener Differenzierung ergreift, unter Chlorose die Bleichsucht jugendlicher Zustände, wobei die chlorotischen Organe sich nicht voll ausdifferenzieren. Davon zu trennen sind die Chlorophyllanomalien, welche nicht auf ernährungsphysiologischem sondern auf genetischem (Panaschüre, *Albicatio*, Weißkrankheit)[2]) und infektiösem Gebiet (infektiöse Panaschüre) liegen.

Die Assimilationsleistung chlorotischer Blätter kann nach Willstätter und Stoll[3]) relativ hoch sein, in anderen Fällen unterbleibt die Stärkebildung ganz. Die Chlorosehäufigkeit liegt für die verschiedenen Arten verschieden hoch. Sachs[4]) hat folgende Liste von zu Chloroseerscheinungen besonders disponierten Arten aufgestellt: *Quercus*-Arten, *Spiraea*-Arten, *Castanea vesca*, *Magnolia tripetala*, *Robinia pseudacacia*, *Abies*-Arten, *Aristolochia tomentosa*, zur Chlorose neigen auch besonders die Obstbäume. Am meisten diskutiert wurde wohl die Chlorose der Rebe und die Chlorose der Lupine. Die krankhaften Vorgänge

[1]) Euler, H. v., und Runehjelm, D., Chemische Beiträge zur Kenntnis der Chlorophylldefekte. Svenska Vet. Akad. Arkiv för kemi 1929/30, Bd. 10, S. 8.

[2]) Oehlkers, F., Erblichkeitsforschung an Pflanzen. Dresden u. Leipzig 1927, S. 83. Siehe auch E. Baur, Zur Ätiologie der infektiösen Panaschierung. Ber. d. d. bot. Ges. 1904, Bd. 22, S. 453.

[3]) Willstätter, R., und Stoll, A., Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin 1888, S. 135.

[4]) Sachs, I., Erfahrungen über die Behandlung chlorotischer Gartenpflanzen. Arb. a. d. Bot. Inst. Würzburg 1888, Bd. 3, S. 448.

bei beiden Arten fallen in das Gebiet der Kalkchlorose, die in der Hauptsache als eine ökologische Gleichgewichtsstörung aufzufassen ist. Solche Gleichgewichtsstörungen werden durch Pfropfungen noch verschärft. So neigen Reben, welche auf kräftige Amerikanerunterlagen gepfropft sind, auf kalkreichen Böden zur Gelbsucht. E. Hiltner[1]) nimmt an, daß die kräftige Wurzel mehr Mineralsalze zubringt, als das verhältnismäßig kleine und überdies immer wieder beschnittene Pfropfreis zu verarbeiten vermag. Daß chlorotische Erscheinungen in der Tat durch eine Anzahl von überschüssig zur Wirkung gelangenden Kationen hervorgerufen werden können, ist durch K. Maiwald[2]) für Kalium, Natrium und Magnesium wahrscheinlich gemacht worden. Nach A. Rippel[3]) gibt es Chlorosen infolge von Manganüberdosierung. Mach und Kürmann[4]) haben chlorotische Weinstöcke mit gesunden Stöcken gleicher Tiroler Standorte verglichen. Die gesunden Blätter hatten einen Wassergehalt von 73,17%, die gelben Blätter dagegen einen solchen von 77,97%. Bei den gesunden Blättern ergab sich eine höhere Trockensubstanz, dagegen ein geringerer Aschenanteil. Häufig führt Sauerstoffmangel im Boden (Bodenverdichtung, Wasserstagnation) zu chlorotischen Erscheinungen bei Holzgewächsen. Die Chlorose der Reben führt E. Molz[5]) zum großen Teil auf eine ungünstige Wasserführung von Weinbergteilen zurück. Die chlorotischen Erscheinungen hatten sich gehäuft dort nachweisen lassen, wo undurchlässige Schichten in Mulden und Senkungen den Abfluß des Wassers verhinderten. Umgekehrt führen auch Trockenheitsperioden zu gehäuftem Auftreten chlorotischer Symptome. Im Jahre 1896 verfolgte Troude[6]) die Verteilung chlorotischer Rübenbestände in nordfranzösischen Arealen. Die Gelblaubigkeit trat im Juni nach einer längeren Trockenheitsperiode auf und breitete sich besonders in sonnigen Lagen und auf leichten Böden aus, während in Gebieten mit feuchtem, maritimem Klima die Rübenchlorose nicht oder wenig anzutreffen war. Neben solchen Fällen von Durstchlorosen sind noch Hungerchlorosen und Kältechlorosen zu erwähnen. Während Hungerchlorosen leicht zu heilen sind, kommt es bei längerer Kälteeinwirkung zu einer Verzerrung und Verballung der Chlorophyllkörner und postmortal zu einer Chlorophyllzersetzung unter Bildung von Vakuolen.[7]) Chlorosen als Nachwirkungen von Frostschäden finden sich in den Baumschulen namentlich bei Birnen. Das Beispiel von der Deformation des Chloroplasten durch Kältewirkung leitet schon über zu den Vorgängen, bei denen es zur Chlorophyll-

[1]) Hiltner, E., Störungen gesunden Pflanzenwachstums durch unausgeglichene Ernährung. Fortschr. d. Landw. 1926, Bd. 1, S. 330.

[2]) Maiwald, K., Wirkung starker Nährstoffgaben auf den Assimilationsapparat. Angew. Bot. 1923, Bd. 5, S. 72.

[3]) Rippel, A., Über die durch Mangan verursachte Eisenchlorose bei grünen Pflanzen. Biochem. Zeitschr. 1923, Bd. 140, S. 315.

[4]) Mach, E., und Kürmann, F., Gelbsucht der Reben. Biedermanns Zentralbl. 1877, Bd. 11, S. 58.

[5]) Molz, E., Untersuchungen über die Chlorose der Reben. Zentralbl. f. Bakter. II, 1907, Bd. 19, S. 565.

[6]) Troude, Über die Gelbfärbung der Zuckerrüben. La sucrerie indigène et coloniale 1896, Nr. 90, ref. i. Zeitschr. f. Pflzkrkt. 1897, Bd. 7, S. 55.

[7]) Haberlandt, G., Über den Einfluß des Frostes auf die Chlorophyllkörner. Österr. bot. Zeitschr. 1876, ref. i. Justs bot. Jahresber. 1876, Bd. 4, S. 718.

zerstörung kommt (Chlorophylldefekte).

Während das Chlorophyll zersetzt wird, laufen im Gewebe nekrobiotische Vorgänge, welche zum Auftreten mannigfaltiger Farbtöne führen. Je nach dem Entwicklungsstadium des erkrankten Pflanzenorgans und je nach der Witterungslage variieren die Symptome. Diese Variabilität setzt die diagnostische Verwertbarkeit der Chlorophylldefekte in hohem Grade herab (Abb. 10). Zu begrenzten Chlorophylldefekten in Form einer Gelbsprenkelung *(Aurigo)* neigen die Monokotyledonen mehr als die Dikotyledonen, namentlich in den Glashäusern. Solche Gelbsprenkelungen stehen im allgemeinen in Beziehung zu der feuchten Gewächshausluft und sind häufig als die Vorstufen von Intumeszenzen zu betrachten.[1]) Die Gelbsprenkelung ist besonders charakteristisch für Dracaenen, Palmen und *Pandanus*-Arten. Bei anderen Pflanzenarten, z. B. bei Kartoffeln, reißen nach vollzogener pathologischer Korkbildung die gesprenkelten Gewebeteile durch, so daß „gefensterte" Blätter entstehen. Den Gegensatz zu den in zu hoher Luftfeuchtigkeit entstandenen Chlorophylldefekten bilden Flecken, die rasch nekrotisch werden und dann als „Dörrflecken" den Pflanzen ein besonderes Gepräge geben (Dörrfleckenkrankheit des Hafers). Unter gewissen Bedingungen kommt es bei unvermittelt einsetzender Hitze zum Chlorophyllverlust der Ähren, ohne daß farbige Oxydationsprodukte des Stoffwechsels auftreten. Für den vorzeitigen, daher krankhaften Chlorophyllverlust der Ähre sind Ausdrücke wie Flissigkeit, Weißseuche, Weißährigkeit, Weißrispigkeit im Gebrauche. Im allgemeinen aber sind die chlorophyllpathologischen Vorgänge von anderen Prozessen begleitet, welche zum Auftreten farbiger Stoffwechselprodukte führen. Zu solchen Chlorophylldefekten ist auch das sogenannte Verscheinen des Getreides zu rechnen. Es handelt sich dabei um eine bis zum Braungelb sich steigernde Gelbfärbung der Wandungen der Baststränge und um das Erstarren des Zellinhaltes in einzelnen Gruppen des Assimilationsgewebes. Die Braunfärbung rührt von Restkörpern der Chlorophyllzersetzung her (Carotingruppe, pflanzliches „Leichenfett"). Sehr häufig werden Schäden in pflanzlichen Geweben von Schwärzungen (Melanosen) begleitet.

Abb. 10. Chlorophylldefekte bei Luzerne nach Klinkowski.

[1]) Sorauer, P., Über Gelbfleckigkeit. Forschg. a. d. Geb. d. Agrik.-Physik 1886, Bd. 9, S. 387.

Die Melanosen

Einzelne Arten zeigen normale Melaninbildung, namentlich bei Überführung von Geweben in den Ruhezustand (Samenschale von *Vicia faba*). Als pathologische Symptome treten melanotische Zustände in geschädigten Gewebeteilen bei vielen Arten auf. Die Muttersubstanz der schwarzen Farbstoffe (Melanine) sind das Tyrosin und seine Derivate. Die melanotischen Farbstoffe verdanken ihre Entstehung dem Zusammenwirken von zwei fermentativen Vorgängen: Durch die Wirkung eiweißspaltender Fermente werden zyklische Komplexe aus dem Protoplasmaeiweiß abgespalten, und diese unterliegen sodann der Oxydation durch oxydative Fermente, wobei schließlich hochmolekulare Kondensationsprodukte von dunkler

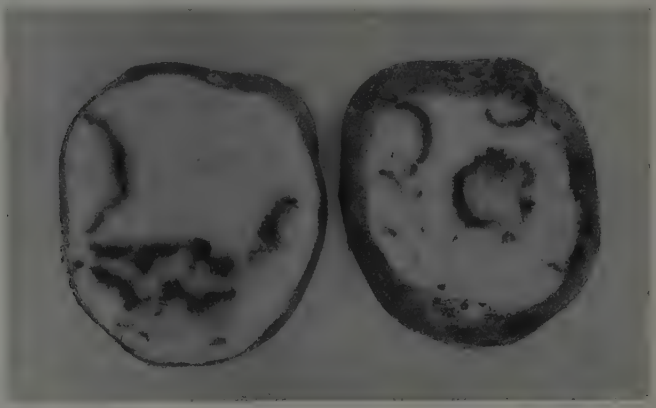


Abb. 11. Melanotische Fleckenbildungen in Kartoffeln.

Farbe zustande kommen. Die enzymatische Oxydation des Tyrosins verläuft unter Ammoniak- und Kohlendioxydabspaltung und unter Aufnahme von Sauerstoff.

Melanotische Vorgänge sind im Pflanzenreich überaus verbreitet. Zum Melanismus neigen vor allem die Kartoffeln in Laub und Knollenfleisch, ferner die *Beta*-Rüben und die Pferdebohnen (Abb. 11). Die Blätter des Birnbaumes sind schwer für das Herbarium vorzubereiten, weil sie beim Pressen leicht melanotisch werden. Die Arten mit melanotischer Disposition sind viel zahlreicher als die nicht zur Pigmentbildung disponierten Arten. Zellpathologische Vorgänge führen bei den erstgenannten Pflanzen regelmäßig zum Auftreten des schwarzen Farbstoffes. Boas und Merkenschlager[1]) haben bei solchen Arten durch alle Eingriffe Melanosen erzeugt, welche die Zellorganisationen zerstören, das Enzym, welches die Melaninbildung einleitet, aber intakt lassen. Sie prägten zur Kennzeichnung dieses Vorganges die Bezeichnung „Freilauf der Enzyme", welche zum Ausdruck bringen soll, daß unter zellpathologischen Einflüssen das Enzym aus dem Gesamtgeschehen herausgelöst wird und das Gesamtgeschehen in Teil-

[1]) Boas, F., und Merkenschlager, F., Pflanzliche Tyrosinasen. Biochem. Zeitschr. 1925, Bd. 155, S. 197.

funktionen zerfällt. Durch Chinin lassen sich nach Boas und Merkenschlager melanotische Bilder von Pflanzen leicht erzeugen und manche Pflanzenkrankheiten äußerlich täuschend nachahmen, so z. B. das Bild der Herz- und Trockenfäule der Rübe. Alle Eingriffe, welche das physiologische Zellgewebe desorganisieren, führen in Pflanzenorganen, welche zur Melaninbildung prädisponiert sind, zu Melanosen [Kälte (Schwarzwerden erfrorener Birnblüten), Hitze, Infektionen, Hunger, mechanische Verletzung (Schwarz- und Braunfärbung von Kartoffelscheiben), Welken, Zellgifte (namentlich Toluoldämpfe)]. Während bei den meisten Arten die melanotischen Vorgänge von praktischem Interesse nur als Symptome gradueller Organzerstörung sind, haben sie für die Beurteilung des Kochwertes von Kartoffeln und von Sellerie eine überaus große praktische Bedeutung. In manchen Jahren, wie zum Beispiel im Jahre 1928, wird eine erhöhte Disposition zum Melanismus feststellbar.

Die Disposition zum Schwarzwerden hat jede Kartoffelknolle in der Stärke nach Sorte, Standort, Düngung und vorangegangener Witterung verschieden. Im allgemeinen aber wird der Vorgang durch den Kochprozeß weit überholt, so daß er nicht sichtbar wird. In bestimmten Jahrgängen aber liefert der Stoffwechsel soviel Tyrosin, daß in wenigen Minuten die Wirksamkeit des Enzyms sich manifestiert. Wenn rasch genug 100° C auf die Zelle einwirken, unterbleibt in der Regel, aber nicht immer, die Melaninbildung. Im großen wird dieses einfache Rezept versagen, da die Temperaturen nach dem Einschütten gedrückt werden. Die Kartoffeltyrosinase hält eine Erhitzung bis zu 95° C aus und wird erst bei Siedehitze zerstört.[1]) Ein vermehrtes Tyrosinasevorkommen in der Knolle ist an sich nichts Pathologisches. Es deutet auf eine starke Eiweißbildung hin, die zur Erntezeit unterbrochen wurde. Im allgemeinen sind es sehr kräftige Knollen, die diesen physiologischen Schönheitsfehler in sich tragen. Hungerknollen haben keinen intensiven Eiweißstoffwechsel. Von den Sorten scheinen

---

[1]) Włodek, J., und Strzemieński, K., Der Einfluß des Mangels an Mineralnährstoffen, insbesondere an Kali, auf die Intensität des Rotwerdens der Kartoffelsäfte. Roczniki Nauk Rolniczych i Lesnych 1930, Tom. 23.

Siehe auch:

Jacob, A., Die Graufleckigkeit der Kartoffeln. Ernähr. d. Pflanze 1930, Bd. 26, S. 64.

Jacob, A., Das Blauwerden der Kartoffeln. Die Kartoffel 1927, Bd. 7, S. 255.

Lindeman, H., Über das Blauwerden der Kartoffeln. Ernähr. d. Pflanze 1927, Bd. 23, S. 255.

Bischoff, Blau- und Graufleckigkeit der Kartoffel. Hannoversch. Land- und Forstw. Ztg. 1928, Bd. 81, S. 334.

Biewenga, E., Kaligehalt und die „Blaufleckigkeit" der Kartoffeln. De Veldbode, Maastricht 1929, ref. in Ernährung der Pflanze 1929, Bd. 25, S. 468.

Koch, B., Schwarzfleckigkeit, ihre Ursache und Verhütung. Kartoffelztg. 1930, Bd. 20, Nr. 3.

Merkenschlager, F., Kartoffelprobleme. Kartoffelbau 1930, Bd. 14, S. 61.

Bolhuis, G. G., Kalimangelerscheinungen bei Kartoffeln in Holland. Landbouw Courant 1927, Nr. 22; ref. in Ernähr. d. Pflanze 1929, Bd. 25, S. 231.

Lehmann, E., Die Schwarz- und Graufleckigkeit. Der Kartoffelhandel 1929, Bd. 15, Nr. 39.

Sommerkamp, Graufleckigkeit, die Speisekartoffeln wertlos macht, kann vermieden werden. Deutsche Bauernztg. 1928, Bd. 2, S. 465.

besonders die Odenwälder Blaue und dann Kartz von Kameke melanotische Neigungen zu haben. Mehrfach wird berichtet, daß die Dunkelfärbung nach Stallmistgaben und nach Lupinenvorfrucht besonders kommt. In mehreren Fällen konnte festgestellt werden, daß kaliarm erwachsene Stauden Knollen lieferten, welche zum Schwarzkochen besonders neigten. Doch können diese Fälle keineswegs generalisiert werden.

Obwohl die Prozesse des „Schwarzkochens" nicht mehr in den Rahmen der Phytopathologie gehören, hat der Phytopathologe in manchen Jahren sehr viele Auskünfte gerade über diese Fragen zu erteilen.

In manchen Jahren sind melanotische Vorgänge in unverletzten Knollen häufig. Hier handelt es sich in der Regel um wirklich pathologische Fälle. So kommt es vor, daß das Fleisch einer durchschnittenen Knolle ringförmige Schwärzungen zeigt. Derlei Erscheinungen treten hauptsächlich bei schroffem Witterungswechsel auf. Es ist nicht angängig, solche wohlcharakterisierten Fälle (s. Abb. 11) mit der Eisenfleckigkeit in Verbindung zu bringen. Die ringförmigen Schwärzungen hat Quanjer[1]) (Kringerigheid) beschrieben. (Deutsch: Kringerkrankheit oder Kringerigkeit.) Auf der Schale sind kreisförmige Eindrücke sichtbar, die sich nach der Mitte hin fortsetzen. Manchmal sind beim Aufschneiden mehrere konzentrische Kreise zu sehen. Die erkrankten Stellen sind braun bis gelbbraun. Die Gewebeteile können sich unter Umständen wie Pfropfen herauslösen (Pfropfenbildung). Bei uns kommt sie selten so häufig vor, daß ihr Anteil an der Ernte sich in Prozenten ausdrücken ließe (Appel[2])).

Bei der Eisenfleckigkeit zeigen die äußerlich normal aussehenden Knollen auf dem frischen Querschnitt braune oder braungraue, ungleichmäßig geformte Gewebestellen. Dabei kann das übrige Fleisch vollkommen gesund sein und weiß bleiben oder aber auch schnell an der Luft eine rostrote Färbung annehmen. Die ursprünglich verfärbten Stellen zeigen braune, abgestorbene Zellwände und vielfach noch Stärke. Manchmal, und zwar dann, wenn die Schnittfläche nachträglich sich an der Luft rötet, kann man an den Krankheitsherden nur noch Spuren von Stärke, dafür aber Zucker nachweisen. Die Eisenfleckigkeit ist in nassen Jahren besonders beobachtet worden, mit ihr vergesellschaftet öfter eine gelbe bis braune Verfärbung des Gefäßbündelringes.

Während einzelne Beobachter glauben, die Eisenfleckigkeit auf einen Reichtum des Bodens an sauren Eisenverbindungen zurückzuführen, sind andere geneigt, der Nässe die Schuld beizumessen. Nun liegen aber mehrfach Erfahrungen vor, daß starke Stallmistdüngung bestimmte Sorten eisenfleckig gemacht hat, die in demselben Jahr bei Mineraldüngung gesund geblieben sind. Auch begegnet man den beim Zerschneiden sich rötenden Knollen dort am häufigsten, wo reiche Stickstoffdüngung zur Anwendung kommt. Daraus hat man gefolgert, daß im Buntwerden des Fleisches Anzeichen einer Überdüngung zu erblicken

---

[1]) Quanjer, H. M., Waarnemingen over „Kringerigheid" of „Vuur" en over „Netnecrose" van Aardappelen. Tidschr. Plantenziekten 1926, Bd. 32, S. 97.

[2]) Appel, O., Kartoffelkrankheiten, I. Teil Knollenkrankheiten. Verlag P. Parey, Berlin 1927, II. Auflage.

sind. Eisenfleckige Kartoffeln sollen übrigens im nächsten Jahre gesunde Pflanzen geben, was aber nach Brandi[1]) nicht feststeht.

Hierher gehört auch die Stippfleckenkrankheit des Kernobstes, besonders der Äpfel, bei der einzelne Gewebeteile sich dunkelbraun bis schwarz färben. Die Stippigkeit wird auf ungünstige Bodeneinflüsse und auf Überernährung zurückgeführt, von Worthmann[2]) wird das Auftreten der Flecke als Selbstvergiftung des Fruchtfleisches durch zu hohe Säuregrade gedeutet.

Pathologische Anthozyanbildung

Bei vielen Arten gehört die Anthozyanbildung zu den normalen Äußerungen des Stoffwechsels. Es gibt aber auch zahlreiche Fälle, in denen Anthozyan nur in pathologischen Fällen gebildet wird. Man hat früher die pathologische Anthozyanbildung, weil sie besonders gern an jungen Frühjahrspflanzen auftritt, teleologisch als Kälteschutz betrachtet (Wärmeabsorption durch Anthozyanpigmente, Kerner v. Marilaun[3])). Nun hat K. Noack[4]) beobachtet, daß das Auftreten roter Farbstoffe häufig die Folge einer Assimilationssistierung ist. Nach Noack ist die Rötung in den Frühjahrsblättern die Folge einer noch geringen Assimilationsleistung, während in Herbst- und Winterblättern die Hemmung der Assimilation die Ursache der Herbströtung ist. Damit findet die Beobachtung von Overton[5]), daß die künstliche Zufuhr von Zucker die Bildung von Anthozyan fördert, eine neue Erklärung. Eine Erhöhung des Zuckerspiegels drückt auf den Assimilationsapparat und hemmt ihn. Alles was den Assimilationsvorgang hemmt, führt zu einer pathologischen Anthozyanbildung. Noack erzielte beispielsweise eine solche durch Kohlensäureentzug. H. Molisch[6]) konnte eine lebhafte Anthozyanbildung durch Ringelung von Stämmen hervorrufen. Auch durch Einschaltung von Durstperioden und durch starkes Sonnenlicht (Insolation) ließ sich die Anthozyanbildung hervorrufen. H. Klebahn[7]) hat schon 1894 beobachtet, daß die Anthozyanbildung Hand in Hand mit einer Zerstörung des Chlorophylls ging. Er deutete den Vorgang als Nachwirkung einer Dürreperiode (Abb. 12). P. Sorauer[8]) erblickte 1904 in der Röte des Getreides Symptome von Wassermangel und hoher Lichtintensität. Ein eindrucksvolles Bild kollektiver pathologischer Anthozyanbildung, vom Volksmund Fuchs, Sommerbrand oder Rote Lohe genannt, entsteht in Hopfen-

---

[1]) Brandi, W., Die Eisenfleckigkeit der Kartoffeln. Schweiz. landw. Zeitschr. 1919, S. 173f.

[2]) Worthmann, J., Über die sog. Stippen der Äpfel. Landw. Jahrbücher 1892, Bd. 21, S. 901.

[3]) Kerner v. Marilaun, Pflanzenleben, Bd. I 1887, S. 364, 455 und 485.

[4]) Noack, K., Physiologische Untersuchungen an Flavonolen und Anthozyanen. Zeitschr. f. Botanik 1922, Bd. 14, S. 35.

[5]) Overton, E., Beobachtungen und Versuche über das Auftreten von rotem Zellsaft bei Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. 33, S. 171.

[6]) Molisch, H., Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. Fischer, Jena 1916, S. 77.

[7]) Klebahn, H., Einige Wirkungen der Dürre des Frühjahres 1893. Zeitschr. f. Pflanzenkr. 1894, Bd. 4, S. 264.

[8]) Sorauer, P., Beitrag zur anatomischen Analyse rauchbeschädigter Pflanzen. Landw. Jahrb. 1904, Bd. 33, S. 596.

gärten bei Wassernot. Namentlich wenn die Luft zu trocken wird, kommt es zu diesen Erscheinungen. Die Blätter werden gelblich, das Chlorophyll wird zerstört, und allmählich kommt eine fuchsrote Färbung zustande (der Sommerbrand darf nicht mit dem parasitären Kupferbrand verwechselt werden, der im Gegensatz zum Sommerbrand in den oberen Teilen mit der Verfärbung beginnt). Auch das „Stangenrot" des Hopfens ist eine Trockenheitserscheinung mit starker pathologischer Anthozyanbildung zur Zeit der Blütenbildung. In dieses Kapitel gehören auch die „Röte" des Leins und die Schüttekrankheiten von Nadelbäumen, welche indessen auch parasitäre Komponenten haben. P. Sorauer[1]) hat die Verfärbungen an Laubgehölzen, die im August 1892 nach dem Auftreten heißer Winde mit ungewöhnlich hohen Temperaturen entstanden, eingehend beschrieben (an *Acer, Fagus, Vitis, Prunus, Pirus*). Die starke Anthozyanbildung von Gewächsen auf besonders mageren Sandplätzen (z. B. *Holcus*) verdankt ihr Zustandekommen den Hemmungen ihres Standortes. O. Appel[2]) beschrieb pathologische Verfärbungen bei blattrollkranken Kartoffeln, bei denen neben Melaninbildung auch Anthozyan entsteht. Suzuki[3]) fand pathologische Anthozyanbildung in Gerstenkulturen bei Phosphorsäuremangel. Merkenschlager[4]) stellte eine starke pathologische Anthozyanbildung bei säurekranker Gerste und bei Sellerie in Wasserkultur fest. Czartkowski[5]) erzielte pathologische Anthozyanbildung bei *Tradescantia* in stickstofffreier Nährlösung. Umgekehrt gibt es Fälle, in denen eine Anthozyanbildung, wo sie in normaler Weise auftritt, in pathologischen Fällen unterbleibt. Wilfarth und

Abb. 12.
Links: Fichtelgebirgshafer Rechts: Gelbhafer
Hungerbilder 2 Monate alter Pflanzen
nach Merkenschlager.
Starke Anthozyanbildung beim hungernden Fichtelgebirgshafer (Landsorte, Primitivform). Die Anthozyanbildung pflegt bei Primitivformen stärker zu sein als bei Hochzuchten.

[1]) Sorauer, P., III. Aufl. d. Handbuches, 1909, Bd. I, S. 279.

[2]) Appel, O., Die Blattrollkrankheit der Kartoffel. Flugbl. 42 d. B.R.A 1. Aufl. 1907.

[3]) Suzuki, S., On the formation of Anthokyan in the stalk of barley. Bull. Coll. Agric. Tokyo 1906, Bd. 7, S. 29; ref. in Justs Bot. Jahresber. 1907, Bd. 35 I, S. 905.

[4]) Merkenschlager, F., Tafeln zur vergleichenden Physiologie und Pathologie der Kulturpflanzen. Schlegel, Berlin 1927.

[5]) Czartkowski, A., Anthozyanbildung und Aschenbestandteile. Ber. d. Deutschen Bot. Ges. 1914, Bd. 32, S. 408.

Wimmer[1]) fanden, daß Buchweizen, der leuchtendes Anthozyan auszubilden liebt, bei starkem Kalimangel selbst in hellem Sonnenlicht die Rötung vermissen läßt. Auch bei anderen Arten stellten sie diese merkwürdige Erscheinung fest. Neben dem Anthozyan treten unter pathologischen Bedingungen meist auch andere Farbstoffe auf, Carotine, Chromolipoide, was festgehalten zu werden verdient.

Hyperchlorophyllierung

Eine Übertönung der Chlorophyllfarben an Pflanzenorganen wurde häufig beobachtet, namentlich bei Phosphorsäuremangel (s. Phosphorsäuremangel). Von hohem Interesse ist, daß das Chlorophyll phosphorsäurearm erzogener Pflanzen sich in verändertem Zustand in den Pflanzen vorfindet. Selbst nach zweistündigem Kochen in Alkohol ist das Chlorophyll solcher Blätter nicht völlig extrahierbar (Schaffnit und Volk[2]), Kotte[3]).

Die äußeren Symptome der Pflanzenkrankheiten können demnach Anhaltspunkte für die Diagnose liefern, wenn sie auch nur in den seltensten Fällen ausreichen. Der Phytopathologe aber muß die Möglichkeiten wissen, unter denen die äußeren Erscheinungen zustande kommen können.

Die biochemischen Symptome

Pathologie des Kohlehydratstoffwechsels. Pathologie des Eiweißstoffwechsels. Pathologie des Gaswechsels. Pathologie des Wasserwechsels. Reizpathologie. Pathologie der enzymatischen Vorgänge. Autintoxicationen.

Pathologie des Kohlehydratstoffwechsels

Wenn eine Pflanze im Dunkeln oder bei Lichtmangel wächst, so zeigt sich schon in der äußeren Form eine weitgehende Abweichung von der Norm (Etiolement). Das gesamte Stoffwechselgeschehen gerät in Unordnung. Man vergißt häufig, daß das Etiolement nur das Extrem eines Vorganges ist, der bis zum vollen Lichtgenuß alle Übergänge aufweist. Jede Dichtsaat verschiebt den Stoffwechsel leicht zu der Richtung hin, an deren Extrem das echte Etiolement steht. Die optimale Lichtstärke liegt für jede Art und für jede Rasse verschieden hoch, jede Überdosierung führt zu einer Stauchung der Gestalt und des Stoffwechsels, die Unterdosierung aber, und sei es auch ganz leicht, zu den Vorstufen des Etiolements. Bei den ombrophoben (d. h. schattenfliehenden) Pflanzen nimmt die Energie der Kohlensäurezerlegung mit der Zunahme der Lichtintensität ununterbrochen zu. Dagegen wird die Menge der zerlegten Kohlensäure bei ombrophilen Pflanzen kleiner, sobald die optimale Lichtintensität überschritten wird. Der Phytopathologe, der die Stellung der Arten zum Licht, die infolge der verschiedenen Empfindlichkeit des Plasmas gegen Licht verschieden ist, nicht

[1]) Wilfarth, H., und Wimmer, G., Die Kennzeichen des Kalimangels an den Blättern der Pflanzen. Zeitschr. f. Pflanzenkr. 1903, Bd. 13, S. 82.

[2]) Schaffnit, E., und Volk, A., Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Physiologie verschieden ernährter Pflanzen. Landw. Jahrb. 1928, Bd. 67, S. 327.

[3]) Kotte, W., und Ritschl, A., Über die Bedeutung der Nährstoffversorgung für die Jugendentwicklung der Rebe. Weinb. u. Kellerwirtschaft 1931, Bd. 10, S. 28.

berücksichtigt, wird mit Fehldiagnosen zu rechnen haben. Die Kartoffel beispielsweise ist eine ziemlich ombrophile Pflanze im Gegensatz etwa zum Buchweizen. Im hellen Sonnenlicht ist die Gefahr einer Übersalzung bei der Kartoffel größer.

Abb. 13. Etiolierung von Pisum und Lupinus nach Boas und Merkenschlager. Lupinus eiweißreich und stärkearm, Pisum stärkereich. Abhängigkeit der Etiolierungsgröße vom Kohlehydratvorrat des Samens.

Häufig ist die Beobachtung zu machen, daß das Sonnenlicht die Wuchsform der Kartoffel staucht. Aus den Erntegewichten nach verschiedenen Sonnenscheinstunden und mit und ohne Kalidüngungen stellte jüngst I. Russel[1]) eine aufsehenerregende Theorie auf, wonach das Kalium infolge der eigenartigen Struktur seines Atoms befähigt sei, die Energie des Lichtes aufzuspeichern und wieder abzugeben. In Wirklichkeit hat Russel die depressive Wirkung der Insolation auf die ombrophile und nebulophile Kartoffel nicht in Rechnung gezogen. Lemmermann und Liesegang[2]) konnten denn auch an Hafer die Russelschen Annahmen nicht bestätigen.

Keimt der Pflanzensame bei vollem Lichtabschluß, so ist die Dauer und das Wachstum des etiolierenden Keimlings abhängig von den Kohlehydratreserven. Eiweißreiche und kohlehydratarme Samenkonstitutionen müssen bald stehen bleiben, kohlehydratreiche Reservespeicher lassen unter Umständen eine ansehnliche Entwicklung zu. Im eiweißreichen Keimling kommt es dann zur Anhäufung von Eiweißspaltprodukten (Abb. 13). Der Eiweißabbau behält die Oberhand. In älteren Dunkelkeimlingen erfolgt eine Asparaginanhäufung bis zu 25% der Trockensubstanz.[3]) Butkewitsch[4]) stellte eine Anhäufung von Ammoniak fest bis zu einem Fünftel des Gesamtstickstoffes. Neben den Stockungen der Assimilationstätigkeit, welche durch Licht- und Kohlensäuremangel eintreten, gibt es Stockungen in der Bewegung der Assimilate, welche unter dem Namen Stärkeschoppung eine große Rolle in der phytopathologischen Literatur spielen. Die Ursachen der Stärkeschoppung sind noch nicht hinreichend erklärt. Die Annahme diastatischer Störungen lag am nächsten.[5]) Merkenschlager sucht die Ursache der Schoppung in einem pathologisch bedingten Widerstand im Konzentrationsgefälle, also auf osmotischem Gebiet. Die früher beim Buchweizen auf Chlormangel zurückgeführten

---

[1]) Russel, I., Kali und Landwirtschaft. Vorträge, gehalten auf dem 7. Kalitag, Berlin 1928, S. 34.

[2]) Lemmermann, O., und Liesegang, H., Über die Beziehungen zwischen Kalidüngung und Lichtwirkung. Zeitschr. f. Pflanzenern. u. Düngung 1930, Teil B. Bd. 9, S. 256.

[3]) Literatur bei Boas und Merkenschlager, Die Lupine als Objekt der Pflanzenforschung. Parey, Berlin 1923.

[4]) Butkewitsch, W., Das Ammoniak als Umwandlungsprodukt stickstoffhaltiger Stoffe in höheren Pflanzen. Biochem. Zeitschr. 1909, Bd. 16, S. 411.

[5]) Neger, H. W., Die Blattrollkrankheit der Kartoffel. Zeitschr. f. Pflanzenkr. 1919, Bd. 29, S. 31.

Stärkeschoppungen werden heute auf die durch das Fehlen antagonistischer Chlorionen in der das Gleichgewicht entbehrenden Nährlösung zurückgeführt.

Die Pathologie des Kohlehydratstoffwechsels zieht automatisch einen pathologischen Eiweißstoffwechsel und einen pathologischen Atmungsverlauf nach sich. Die Vorgänge werden hier überhaupt nur der Darstellung wegen isoliert betrachtet, in Wirklichkeit verlaufen sie im Organismus in starker Verzahnung.

Pathologie des Eiweißstoffwechsels

Jede Störung der Photosynthese zieht eine Störung der Eiweißsynthese nach sich. In verdunkelten Pflanzen tritt eine Anhäufung von Nitraten ein, bei Belichtung werden sie wieder verbraucht. In chlorotischen Blättern findet auch am Lichte keine Nitratverarbeitung statt. Besonders instruktiv fallen Versuche mit panaschierten Blättern aus. Sowohl die grünen als weißen Gewebeteile füllen sich im Dunkeln mit Nitraten, nach erfolgter Belichtung aber erweisen sich nur grüne Teile als nitratfrei, in den farblosen Teilen bleibt die Nitratmenge unverändert. Je nach den physiologischen Charakteren der Arten erreicht die Nitratspeicherung verschiedene Höhen. Während normalerweise in gelben Lupinen kaum Nitrate anzutreffen sind, ergibt die Nitratprobe in der Senfpflanze selbst dann eine positive Reaktion, wenn sie für den Boden, auf dem die Senfpflanze wuchs, negativ ausfällt. Jede Störung des Stickstoffhaushaltes wirkt wieder auf den Kohlehydrathaushalt zurück und schädigt den Apparat. Ein instruktives Beispiel liefert die gelbe Lupine. Die Lupine mit ihrem überaus eiweißreichen und kohlehydratarmen Samen macht eine Keimzeit durch, welche ganz unter dem Übergewicht des N-Wechsels steht. Stärkere Stickstoffzufuhr von außen hemmt den Stoffwechsel. Schon Heiden[1]) hat 1878 die Empfindlichkeit der Lupine gegen die stärkere Zufuhr gebundenen Stickstoffes erkannt, und später haben Heinrich, Hiltner, Creydt, Pfeiffer und Simmermacher[2]) ähnliche Beobachtungen gemacht. Es handelt sich nicht um eine allgemeine Leguminoseneigenschaft und steht auch nicht im Zusammenhang mit der Physiologie der stickstoffbindenden Knöllchenbakterien, es handelt sich um eine Stoffwechselüberlastung, die besonders in der keimenden Lupine durch die geringe Mitgift an Kohlehydraten und das langsame Wirksamwerden eigener Assimilationsleistungen zu schweren Entgleisungen des Stoffwechsels führt. F. Merkenschlager[3]) hat 1921 die Vermutung ausgesprochen, daß die Kalkempfindlichkeit und die Stickstoffempfindlichkeit der Lupine lange parallel laufen (Ammoniak-

Abb. 14. Ninhydrinprobe. Links: Saft von gesunden Lupinen. Rechts: Saft von chlorotischen Lupinen. Anhäufung von Aminosäuren in chlorotischen Geweben. Nach Merkenschlager.

[1]) Heiden, Zur Frage der Kalkempfindlichkeit der Lupine. Naturforschender Ver. Kassel 1878, S. 256.

[2]) Zit. bei Merkenschlager, F., Die Gelbe Lupine in ihrem Verhalten zum gebundenen Stickstoff. Zeitschr. f. Pflanzenernähr. u. Düng. 1923, Teil B, Bd. 2, S. 530.

[3]) Merkenschlager, F., Zur Frage der Kalkempfindlichkeit der Lupine. Fühlings Landw. Ztg. 1921, Bd. 70, S. 279.

bildung in der Pflanze, Anhäufung von Aminosäuren, Abb. 14). 1922 gelangten Prianischnikow, Kachevarowa, Nicolaieva und Kablonko[1]) zu ganz ähnlichen Vorstellungen. Die Lupine erlitt schwere Ernährungsstörungen, wenn ihr Ammoniumchlorid oder Ammoniumsulfat zugeführt wurde. Die Zufuhr von kohlensaurem Kalk konnte den normalen Stoffwechsel nicht herstellen. Die Erbse konnte in diesem Fall gut wachsen, die Gerste vertrug sogar die Lösungen ohne Kalk gut, die Asparaginsynthese hatte in der gelben Lupine eine Störung erfahren. Prianischnikow hat diese Zusammenhänge sehr anschaulich geschildert. Wenn Gerste und Mais bei den Versuchen über Asparaginbildung auf Kosten des Ammoniakstickstoffes auch in Abwesenheit von Kalk positive Resultate geben, während Erbsen und Wicken zu solcher Synthese unfähig sind, so konnte man voraussetzen, daß alle Gramineen zu dem einen und alle Leguminosen zu dem anderen physiologischen Typus gehören; aber unsere Versuche mit Lupinen zeigten, daß solche Einteilung nach den Familien nicht durchzuführen ist ... Die Ursache liegt in der abweichenden chemischen Zusammensetzung der Samen und Keimlinge der Lupinen, und zwar in dem verschieden großen Vorrat an Kohlehydraten (oder überhaupt an Kohlenstoffquellen). Es scheint sich zu bewahrheiten, daß gerade das Verhältnis zwischen den stickstoffhaltigen und stickstofffreien Stoffen die entscheidende Rolle bei den oben erwähnten Erscheinungen spielt. Besonders hervorzuheben ist, daß es durch Verringerung des Kohlehydratgehaltes der Gerste (durch physiologische Vorbereitungen des Keimlings durch Hungern, durch Abtrennung der stärkereichen Teile auf chirurgischem Wege) gelingt, diese Pflanzen dem Typus „Lupine" zu nähern. Andererseits bemerken wir an der assimilierenden Lupine einen energischen Übergang von Ammoniak- in Asparaginbildung. Ändern wir also das Vorzeichen im Einkommen- und Ausgabenkonto des Kohlenstoffs, so ändern wir dadurch gleichzeitig auch das Verhalten der Lupinenkeimlinge zu Ammonsalzen. Die verschiedenen Möglichkeiten lassen sich ableiten aus folgendem

Schema nach Prianischnikow.

	Versuchsbedingungen		Resultat	
	Kohlehydrate	Licht	Asparaginsynthese	Ammoniakanhäufung
1.	+	—	+	—
2.	—	—	—	+
3.	+	+	+	—
4.	—	+	—	+

Prianischnikow[2]) hat weiterhin gefunden, daß die normal assimilierende Pflanze rascher Ammoniak-Stickstoff als Nitratstickstoff aufnimmt, daß sich aber bei mangelhafter Assimilation die Reihenfolge umkehrt. Diese interessanten Befunde lassen auf eine hohe vitale Regulationsfähigkeit der Pflanze schließen.

[1]) Zit. bei Merkenschlager, F., Die Gelbe Lupine in ihrem Verhalten zum gebundenen Stickstoff. Zeitschr. f. Pflanzenernähr. u. Düng. 1923, Teil B, Bd. 2, S. 530.

[2]) Prianischnikow, N. D., Das Ammoniak als Anfangs- und Endprodukt des Stickstoffumsatzes in den Pflanzen. Landw. Versuchsst. 1922, Bd. 99, S. 267.

Pathologie des Gaswechsels

Die höhere Pflanze erleidet die schwerste Störung des Gaswechsels bei Sauerstoffentzug. Der Phytopathologe hat in allen Fällen den Gaswechsel des Bodens mit zu beachten, namentlich bei Obstbäumen. Ist die normale Atmung, das heißt die Verbrennung von Kohlehydraten zu Kohlensäure und Wasser unterbunden, dann beginnt der pflanzliche Organismus sich auf die Gärungsform der Energiegewinnung, welche sehr viel unrationeller ist und oft rasch zur Selbstvergiftung führt, umzustellen. Die Pflanze spaltet den Zucker in Alkohol und Kohlensäure (intramolekulare Spaltung). Der Energiegewinn, der durch die intramolekulare Atmung zu erzielen ist, ist abhängig von der zur Verfügung stehenden Menge an Kohlehydraten. Die eiweißreiche kohlehydratarme Lupine keimt unter sauerstofffreiem Wasser nicht, die stärkereiche Erbse keimt. Dagegen keimt auch die Lupine, wenn dem Wasser Zucker zugegeben wird. Abgedrängte Lebensformen sind in der Regel der Pflanze um so weniger gefährlich, je besser die Pflanze im Kohlehydrathaushalt steht.

Pathologisch gesteigerte Atmungsvorgänge sind nicht selten festgestellt worden.

Pathologie des Wasserwechsels

Störungen des Gaswechsels und Störungen des Wasserwechsels gehen Hand in Hand, da die Zellgefüge für den Eintritt der Kohlensäure zugleich den Austritt von Wasserdampf regulieren und da jede Regulationsstörung beide Vorgänge in Mitleidenschaft ziehen muß (Abb. 15). Die natürliche Reaktion der Pflanze

Abb. 15. Gasdiffusionsprobe. Links rollkrankes Kartoffelblatt, rechts gesundes. Nach Merkenschlager.

auf Wassermangel ist das Welken, das man bei gewissen Arten (Buchweizen) im Hochsommer nicht einmal ungern sieht, weil das Welken qualitätsverbessernd wirken soll (Tiroler Bauernregel). Es hängt von der Art- und Rassenkonstitution ab, bis zu welchem Grad und bis zu welcher Dauer des Wasserverlustes das Welken reversibel bleibt. Eine schwere pathologische Reaktion auf Wassermangel ist die Starrform zur Bestreitung des Wasserhaushaltes. Hier ist die Wassermenge in den Blattgeweben relativ sehr hoch, aber der Kreislauf des Wassers unterbunden. Die Spaltöffnungen sind geschlossen. Ein klassisches Beispiel hierfür ist die Blattrollstellung der Kartoffel, wobei die Pflanze einen Habitus annimmt, der durch Winkelverkleinerung ihrer Seitenachsen das Bild der Steiltracht liefert. Zu solchen Trachtenbildern führt auch die physiologische Trockenheit (stauende Nässe, welche Wurzelinsuffizienz bedingt, hohe Salzkonzentration). Wo die Pflanze von Anbeginn an unter Wassermangel leidet, kommt es zum Bild der Verzwergung (Nanismus). Anatomisch unterscheidet sich aber der Durstnanismus vom Hungernanismus durch seine geringeren Zellgrößen.[1])

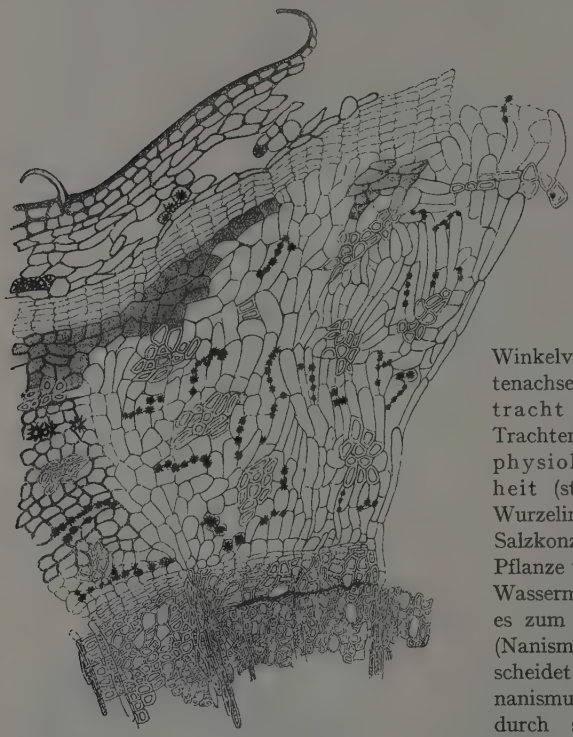


Abb. 16. Wassersucht bei Ribes aureum nach Sorauer.

Ist umgekehrt der Wasserwechsel im Boden gering (Wasserstagnation), dann leiden namentlich Holzgewächse an mannigfachen Gewebeanomalien. Am meisten verbreitet ist das Ödem (Wassersucht) bei Beeren- und Kernobst (Abb. 16). Schilling[2]) hat durch Bestreichen von Sprossen mit Paraffinöl, also mit Stoffen, welche den Wasser- und Gaswechsel aufhoben, bei zahlreichen Pflanzen künstlich Ödeme erzeugt. Sperlich[3]) beschrieb ödematische Erscheinungen

[1]) Möller, H., Beiträge zur Kenntnis der Verzwergung (Nanismus). Landw. Jahrb. 1884, Bd. 13, S. 167.

[2]) Schilling, E., Über hypertrophische und hyperplastische Gewebewucherungen an Sproßachsen, verursacht durch Paraffine. Jahrb. f. wiss. Bot. 1915, Bd. 55, S. 232.

[3]) Sperlich, A., Mit starkem Langtriebausschlag verbundenes Ödem am Hauptstamm

bei *Pinus*-Topfpflanzen, die im Winter im Gewächshaus standen, also an unnatürlichem Standort. Es ist daran zu denken, daß durch die Verhinderung des Gas- und Wasserwechsels eine Anhäufung organischer Säuren im Organismus erfolgt, welche ödematös wirkt. In das Kapitel Pathologie des Wasserwechsels fällt auch die Blastomanie (Zweigsucht). Stockungen des Wasserwechsels führen nicht selten zu Vorgängen, welche die Vorstufen der Honigtaubildung darstellen. Schon Sorauer hat die physiologische Komponente der Honigtaubildung erkannt. Er war der Ansicht, daß eine plötzliche, übermäßige Transpirationssteigerung zu übermäßig hoher Konzentration des Zellsaftes führt, welche die Stoffleitung so in Unordnung bringt, daß sich Zucker ansammelt und unter hohem Druck sezerniert wird. Die Häufigkeit von Honigtaubildung ist eindeutig in Trockenheitsperioden besonders groß, doch müssen offenbar zur Trockenheit noch Komponenten von plötzlicher Einwirkungsform hinzutreten, welche Vorgänge bis zum Auspressen von Zucker steigern. Nach physiologischen Theorien kompliziert sich der Vorgang folgendermaßen: Zuckeraustritt, Läusefrequenz, Rußtau. Nach der parasitologischen Theorie aber besteht die Reihe: Läusefrequenz, Aussaugen von Zucker, Rußtau. Der Streit ist noch nicht entschieden, doch sprechen für die physiologische Theorie eine Reihe guter alter Beobachtungen (Treviranus[1]) 1838, Meyen[2]) 1841). Goethe schreibt 1824 einen Aufsatz „Von dem Hopfen und dessen Krankheit, Ruß genannt". An anderer Stelle, schon 1820, führt er über den Honigtau folgendes aus: „. . . Diese Feuchtigkeit kommt aus der Pflanze selbst: denn gleich neben einer solchen (mit Honigtau) stand eine Linde ganz ohne diese Feuchtigkeit, vermutlich eine spätere; so wie denn auch schon blühende Linden keinen oder nur wenig Honigtau bemerken ließen . . ." „Hierauf (Pflanzen mit Honigtau) ziehen sich nun Blattläuse oder andere Insekten, aber sie sind nicht die Ursache der Erscheinung . . ."

E. Hiltner[3]) hat über die Entstehung des Honigtaus folgende Auffassung: Große Temperaturschwankungen zwischen kalten Nächten und heißen Tagen scheinen, insbesondere im Frühjahr, Honigtaubildung sehr zu begünstigen. Die Stoffwechsel- und Lebensvorgänge der Pflanze werden durch die Wärme sehr gesteigert, die Pflanze kann aber an die wasserreiche Luft nur schwer Wasser abgeben, die normale Transpiration wird gehemmt und Honigtau ausgeschieden.

Eine wichtige Stellung in der Regelung des Wasser- und Salzwechsels nimmt die Guttation ein. Man kann häufig die Beobachtung machen, daß kranke Pflanzen nicht guttieren, während gesunde derselben Art überaus guttationsfreudig angetroffen werden (F. Merkenschlager[4]).

---

jugendlicher Topfpflanzen von *Pinus longifolia Roxb.* und *canariensis Ch. Smith* und seine Heilung durch vorzeitige Borkenbildung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1915, Bd. 33, S. 416.

[1]) Treviranus, Physiologie der Gewächse. 1838, Bd. II, Teil I, S. 35—37.

[2]) Meyen, F. J. F., Pflanzenpathologie. Haude und Speener, Berlin 1841, S. 217.

[3]) Hiltner, E., Über den Honigtau und seine Folgeerscheinungen. Prakt. Blätter f. Pflzbau u. Pflzschutz 1927, Bd. 5, S. 10.

[4]) Merkenschlager, F., Methoden zur physiologischen Diagnostik der Kulturpflanzen, dargestellt am Buchweizen. Springer, Wien 1926.

Die Wasserökonomie der Mutterpflanzen ist von großer Nachwirkung auf den Pflanzwert des Nachbaus. Nachkommen von Pflanzen, welche im Lebenskampf ums Wasser angespannt waren, sind besonders durchschlagend in der Vegetationsleistung. Leistungssteigerung bei der Kartoffel, Merkenschlager[1]), bei Luzerne, Klinkowski[2]), beim Getreide, Scheibe.[3])

Reizpathologie

Bei geschädigten Pflanzen, namentlich bei überalterten, infizierten oder verbeizten Samen beobachtet der Phytopathologe nicht selten träge Reizzustände. Der von Boas und Merkenschlager[4]) beobachtete Verlust geotropischer Reizbarkeit eosinierter Keimlinge (Abb. 17) wurde von Takeda[5]) weiter verfolgt. Takeda schreibt dem Brombestandteil des Eosins den Reizschwund zu und glaubt im Jod einen Stoff gefunden zu haben, der den negativen Geotropismus der Koleoptile aufhebt. G. Claus[6]) ist auf Grund von Versuchen der Meinung, daß das Eosin durch Aktivierung der Diastase einen Schwund der Statolithenstärke herbeiführt, was zum Reizverlust führt. Mildebrath[7]) konnte in anatomischen Untersuchungen zeigen, daß nach Vorbehandlung von Samen mit Fluoresceinfarbstoffen Statolithenstärke nur mehr in geringer Menge vorhanden ist und daß Kernanomalien auftreten. Plasmaströmungsmessungen ergaben in den Untersuchungen von Mildebrath eine erhöhte Plasmaviskosität in den vorbehandelten Keimlingen.

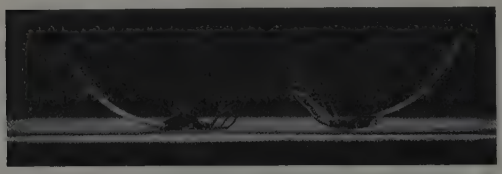


Abb. 17. Reizverlust in Eosin.

Zusammenfassend wird in dieser Arbeit die von Boas und Merkenschlager beobachtete Erscheinung dahin gedeutet, daß die Hemmung der geotropischen Reaktion auf einer Hemmung der Geoperzeption beruht, die durch die Verringerung der Statolithenstärke bedingt ist, und durch die Hemmung der Verlagerung der noch vorhandenen durch die erhöhte Viskosität des Plasmas, und daß daneben

[1]) Merkenschlager, F., Geographie und Ökologie der Kartoffel. Arb. d. B.R.A. 1929, Bd. 17, S. 225.

[2]) Klinkowski, M., Das biologische Artbild der Luzerne. Ernährung d. Pflz. 1930, Bd. 26, S. 294.

[3]) Scheibe, A., Die Keimung des Hafers in ihrer Abhängigkeit von der physiologischen Konstitution des Saatgutes. Wiss. Archiv f. Landw. 1932, Bd. 8, S. 579.

[4]) Boas, F., und Merkenschlager, F., Reizverlust, hervorgerufen durch Eosin, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1925, Bd. 43, S. 381.

[5]) Takeda, H., Stimulating action of oxyphtalein colouring matters on the geotropism in rice-seedling with special reference to its effect on the growth in length. Sciences rep. Tohocu Imp. Univ. Forth series biol. Vol. IV, Nr. 3, Sendai, Japan, 1929, S. 557.

[6]) Claus, G., Über die Dunkelwirkung fluoreszierender Farbstoffe auf Diastase. Bioch. Zeitschr. 1929, Bd. 204, S. 456.

[7]) Mildebrath, D., Untersuchungen über die Beeinflussung der geotropischen Reaktion der Wurzel von *Zea Mays* nach Vorbehandlung mit Fluoresceinfarbstoffen und Salzen. Bot. Archiv 1932, Bd. 34, S. 161.

vielleicht noch andere Prozesse, wie Hemmung des Wuchsstofftransportes und veränderte Polarisierung eine Rolle spielen.

Der Phytopathologe hat bei der Anwendung von Beizmitteln vielfach mit einer Änderung von Reizreaktionen zu rechnen. Neukirchen[1]) hat die Veränderung des geotropischen Reizverhaltens, welche unter dem Einfluß bestimmter Beizmittel erfolgen, genauer studiert. Arsenige Säure und Uspulun-Universal bewirken eine Beschleunigung, Germisan, Formalin, Kupfersulfat und Eosin eine Verzögerung im Ablauf der Georeaktion; Uspulun und Quecksilberchlorid verhalten sich indifferent. Durch die Vorbehandlung wird ebenfalls eine Veränderung der Wachstumsgeschwindigkeit bewirkt, jedoch bestehen zwischen dieser und der Georeaktion keine Beziehungen. Vorbehandlung und Anzucht bei niederer Temperatur schalten Schädigungswirkungen in bezug auf das Wachstum der Versuchspflanzen aus; jedoch bleibt die Alteration der Georeaktion bestehen. Entsprechende phototropische Versuche haben gezeigt, daß das phototropische Reizverhalten durch Vorbehandlung der Samen mit Chemikalien nicht in gleicher Weise beeinflußt werden kann, wie das geotropische.

Pathologie der enzymatischen Vorgänge

Jede Abdrängung der Stoffwechselbahn wirkt auf die enzymatischen Vorgänge. Jede enzymatische Funktion andererseits ist im gesunden Organismus im Gleichgewichtszustand zum übrigen Stoffwechselgeschehen. Wo eine Funktion herausfällt und zur schädlichen Teilfunktion wird (durch genetische, physikalische, chemische Einwirkungen), entstehen schwere Störungen („Enzymatische Krankheiten"). Diese Störungen werden in diesem Handbuch gesondert bearbeitet, hier ist aber notwendig, des ganzen Aufbaus wegen an diese Krankheitsgruppe zu erinnern.

Autintoxicationen

Wenn im Pflanzenorganismus schädliche Stoffe sich anhäufen oder schädliche intermediäre Stoffwechselprodukte nicht sogleich weiter oxydiert werden, entstehen Autintoxicationen. So konnte zum Beispiel in albinotischen *Beta*-Blättern eine außerordentlich starke Anhäufung von gelösten sauren Oxalaten festgestellt werden (Church, Stoklasa[2]), wobei allerdings schwer entschieden werden kann, ob die Oxalsäure den Albinismus primär bedingt oder sekundär die Erscheinung verschlimmert.

Eine Anhäufung von Oxalsäure wirkt auf die meisten Arten höchst schädlich, die Chenopodiaceen führen normalerweise beträchtliche Mengen saurer Oxalate. Die physiologische Toleranz dieser Pflanzen gegen das Oxalat-Ion kann noch nicht befriedigend erklärt werden.

In das Kapitel der Selbstvergiftung gehören zum Teil auch die Erscheinungen, die man als „Nichtverträglichkeit" oder „Bodenmüdigkeit" bezeichnet. Es

---

[1]) Neukirchen, J., Über die Beeinflussung des tropistischen Reizverhaltens von Gramineenkoleoptilen durch chemische Vorbehandlung des Saatgutes. Planta, 1931, Bd. 12, S. 530.

[2]) Stoklasa, J., Die physiologische Bedeutung des Phosphors beim Aufbau neuer lebender Pflanzenmassen. Die Phosphorsäure 1931, Bd. I, S. 21.

gibt Arten, welche im Nachbau auf gleichem Feld depressiv werden. Die Ursachen der Depression liegen nach der Ansicht zahlreicher amerikanischer Autoren, von denen namentlich M. Withney[1]), Schreiner und Shorey[2]) zu nennen sind, nicht an einer Erschöpfung der Nährstoffe, sondern an der Ausscheidung von Toxinen. Einzelne Toxine (z. B. Dihydroxystearinsäure) konnten nachgewiesen und auf ihre Giftwirkung untersucht werden, aber im allgemeinen läßt sich heute sagen, daß die These von der Selbstvergiftung der Pflanzen zeitweise stark übertrieben wurde.

L. Hiltner und G. Gentner[3]) haben angeraten, dort, wo der Klee unter dem Einflusse des Kleekrebses häufig auswintert, den Rotklee nicht rein, sondern in Mischung mit anderen Kleearten oder mit Gräsern anzubauen. Man habe damit gute Erfahrungen gemacht, doch „die allgemeine Annahme, daß in der Mischsaat der Klee nur deshalb weniger gefährdet sei, weil die Ansteckungsgefahr bei den nicht dicht nebeneinander stehenden Kleepflanzen sich verringere, trifft wohl kaum den richtigen Grund". Besonders bemerkenswert ist aus der obengenannten Arbeit ein Gefäßversuch, bei dem Erde verwandt wurde, die einem Versuchsfeld entstammte, das viele Jahre hintereinander Rotklee getragen hatte und von der man erwarten konnte, daß Bodenmüdigkeitserscheinungen bei erneutem Rotkleeanbau auftreten würden. In der Tat war dies im stärksten Maße der Fall, wobei sich das Auftreten des Kleekrebses an allen schlecht wachsenden Pflanzen feststellen ließ; sehr gut und ohne Kleekrebs- und Bodenmüdigkeitserscheinungen gedieh der Klee aber vor allem dort, wo die oberirdische Kleesubstanz in der Topferde untergebracht worden war. Derartige Bodenmüdigkeitserscheinungen und Abbauerscheinungen bei vielen Kulturpflanzen zwingen bekanntlich zum Fruchtwechsel; man hat sie mit Wurzelsekreten in Verbindung gebracht, die schließlich bei einer gewissen Anhäufung schädlich auf das eigene Wachstum wirken, nicht aber auf das anderer Pflanzenarten, und zwar um so weniger, je entfernter diese in der Verwandtschaft stehen. Mit dieser „Vergiftungstheorie" bringt Kaserer[4]) seine Beobachtungen in Zusammenhang, nach denen sich die Wurzeln verwandter Pflanzenarten weniger durchkreuzen als die nichtverwandter Arten, wie z. B. die der Gräser und Leguminosen. Weigert und Hiltner[5]) machten darauf aufmerksam, daß die Nährstoffansprüche und das Nährstoffaufschließungsvermögen der verschiedenen Pflanzenarten nicht gleich sind. Man braucht dabei keineswegs nur an das Verhältnis der Gräser zu den durch ihr Stickstoffsammlungsvermögen eine entschiedene Sonderstellung einnehmenden Leguminosen zu denken; es ließen sich viele Beispiele

---

[1]) Withney, M., Soil-Fertility. U. S. Dep. Agric. Farmers Bull. 257, Ref. in Mitt. d. D.L.G. 1909, Bd. 24, S. 340 u. 550.

[2]) Schreiner, O., und Shorey, G. S., Dep. Agric. Bull. 53, S. 51.

[3]) Hiltner, L., und Gentner, G., Einige Versuche und Beobachtungen über die Ursachen des Kleekrebses. Prakt. Bl. f. Pflzb. u. Pflzsch. 1912, Bd. 10, S. 75.

[4]) Kaserer, H., Österr. Agrarztg. 1911, Nr. 45 u. Verh. d. Ges. Deutscher Naturforscher u. Ärzte 85. Versamml. Wien 1913.

[5]) Weigert, J., und Hiltner, E., Über den Nährstoffhaushalt in Rein- und Mischbeständen, insbesondere in solchen von Kleearten und Gräsern. Prakt. Bl. f. Pflzb. u. Pflzsch., 1929, Bd. 7, S. 89, 116 u. 144.

anführen; erwähnt sei nur der von L. Hiltner und Kronberger so oft betonte Gegensatz in der Stickstoffernährung zwischen Hafer und Senf bzw. anderen Kruziferen, aber auch von Gramineen unter sich, so dem französischen Raygras und Knaulgras einerseits und dem Wiesenrispengras und Westerwoldschen Raygras[1]) andererseits.

Pathologie des Mineralstoffwechsels

(Hunger- und Mangelstoffwechsel; Symptomatologie der Mangelerscheinungen.)

Kalkmangel. Kalimangel. Magnesiummangel. Phosphorsäuremangel. Stickstoffmangel. Natriummangel. Jodmangel. Schwefelmangel. Eisenmangel. Chlormangel. Kieselsäuremangel. Aluminiummangel. Manganmangel. Bormangel. Mangel an anderen Biokatalysatoren.

Kalkmangel

Der Kalk ist der Entgifter des pflanzlichen Stoffwechsels. Ohne Kalk sind die Kaliumionen und die Magnesiumionen starke Pflanzengifte. In früheren Jahrzehnten sah man die entgiftende Bedeutung des Kalkes hauptsächlich in der Abbindung der im Stoffwechsel entstehenden Oxalsäure zu oxalsaurem Kalk. Schimper[2]) sah die Unentbehrlichkeit des Kalkes im pflanzlichen Stoffwechsel darin, „daß bei Fehlen desselben die im Stoffwechsel entstehende Oxalsäure nur an Kali gebunden wird und daß eine Anhäufung der Kalioxalate, speziell des sauren Salzes, giftig wirkt". Verwandte Anschauungen hat P. Bruch[3]) geäußert. Nach ihm dienen „die Kalziumsalze in vielen Pflanzen vornehmlich dazu, die Giftwirkung löslicher organischer Säuren bzw. ihrer Salze durch Niederschlag abzustumpfen, dabei auch so die Säureentstehung und die damit in Beziehung stehenden Prozesse zu regulieren". Bei *Platanus acerifolia*, deren Blätter teilweise längs der Nerven braun und trocken wurden, fand Moisescu[4]), daß die erkrankten gegenüber den gesunden einen doppelt so hohen Säuregehalt besaßen. Nach Semler[5]) enthält bei Kalkmangel im Boden das Zuckerrohr im Saft reichlich Säure und wenig Zucker. Krüger und Schneidewind konnten bei *Phaseolus* keine besondere Steigerung organischer Säuren nachweisen. Amar[6]) beobachtete das Fehlen der Kalkoxalatkristalle in den Blättern, welche nach Einbringen der Pflanzen in eine kalkfreie Lösung gewachsen waren.

---

[1]) Hiltner, L. und Kronberger, M., Über die Sonderstellung verschiedener Cruzifizeren und einiger anderer Pflanzenarten in der Art ihrer Ernährung mit Stickstoff. Prakt. Bl. f. Pflzb. u. Pflzsch. 1917, Bd. 15, S. 110.

[2]) Schimper, A. F. W., Zur Frage der Assimilation der Mineralsalze durch die grüne Pflanze. Flora 1890, Bd. 73, S. 205.

[3]) Bruch, P., Zur physiologischen Bedeutung des Calciums in der Pflanze. Landw. Jahrb. 1901, Bd. 30, Ergänzungsbd. 3, S. 138.

[4]) Moisescu, N., Ein Fall von *Calcipeneuria*. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1905, Bd. 15, S. 22.

[5]) Semler, Tropische Agrikultur. II. Aufl. III, S. 236.

[6]) Amar, M., Sur le rôle de l'oxalate de calcium dans la nutrition des végétaux. Anal. Sc. Nat. Bot. 1904, Bd. 19, S. 195.

Boehm[1]), v. Raumer und Kellermann[2]) und Liebenberg[3]) stellten große Störungen im Stofftransport bei Kalziummangel fest. Auf Grund ihrer Untersuchungen ist daher vielfach die Meinung geäußert worden, daß das Kalzium im Zusammenhang mit dem Umsatz der Kohlehydrate stehe. Damit steht in guter Übereinstimmung die Beobachtung von Grafe und v. Portheim[4]), daß die Symptome des Kalkhungers durch Darreichung von Kohlehydraten, besonders Lävulose, gemindert werden können. — Oscar Loew[5]) suchte die Bedeutung des Kalkes tiefer im Zellgeschehen. Er hat im Jahre 1892 die Kontraktion des Zellkernes bei Einwirkung von Kaliumoxalat beschrieben und daraus die Folgerung gezogen, daß Kalzium eine wichtige Rolle im Zellkern spiele. Die für Oxalate am meisten charakteristische Eigenschaft, welche andere nahe verwandte Salze

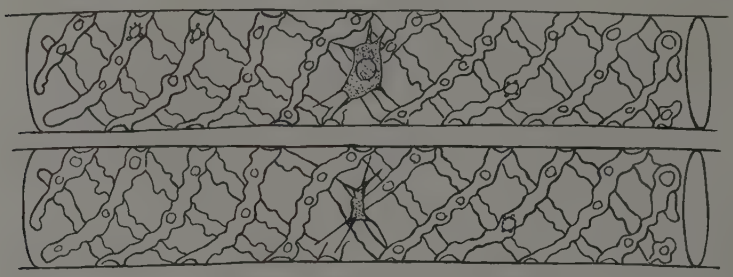


Abb. 18. Oben ursprüngliche Zelle von Spirogyra.
Unten dieselbe mit geschrumpftem Kern nach Einwirkung von 2%igem Dikaliumoxalat. Nach Loew.

nicht besitzen, ist die, Kalzium anderen Verbindungen selbst bei bedeutenden Verdünnungen sofort zu entziehen. Die Giftigkeit des Magnesiums, welche O. Loew bei Kalkkarenz beobachtet hat, führt er ebenfalls auf Desorganisation des Zellkerns zurück (Abb. 18). Benecke[6]) hatte in mehreren Arbeiten gegen Loew den Einwand erhoben, daß durch seine Hypothese nicht die Beobachtung erklärt wird, daß auch Alkalisalze auf die Pflanzenwurzeln dieselbe Giftwirkung in Abwesenheit von Kalzium ausüben können, wie Magnesiumsalze. Im Gegensatz zu Loew, der die Zerstörungen bei Kalkmangel im Innern des Zellkörpers

---

[1]) Boehm, J., Über den vegetabilischen Nährwert der Kalksalze. Sitzber. der Kaiserl. Akad. Wien, Naturwiss. Kl. 1875, S. 287.

[2]) Raumer, E. v. und Kellermann, Ch., Über die Funktion des Kalks im Leben der Pflanze. Landw. Versuchsst. 1880, Bd. 25, S. 25.

[3]) Liebenberg, V. A., Untersuchungen über die Rolle des Kalks bei der Keimung von Samen. Sitz.-Ber. d. Kaiserl. Akad. Wien, Naturwiss. Kl. 1881, Abt. I, S. 405.

[4]) Grafe, V., und Portheim, L. v., Untersuchungen über die Rolle des Kalkes in der Pflanze. Sitz. Ber. d. Kaiserl. Akad. Wien, Naturwiss. Kl. 1906, Abt. I, Bd. 115, S. 1010.

[5]) Loew, O., Über die physiologische Funktion der Ca- und Mg-Salze im Pflanzenorganismus. Flora, 1892, Bd. 75, S. 375 und 385.

[6]) Benecke, W., Über Kulturbedingungen einiger Algen. Bot. Ztg. 1898, Bd. 56 I, S. 83. Benecke, W., Über Oxalsäurebildung in grünen Pflanzen. Bot. Ztg. 1903, Bd. 61 I, S. 79. Benecke, W., Einige neuere Untersuchungen über den Einfluß von Mineralsalzen auf Organismen. Bot. Ztg. 1904, Bd. 62 II, S. 113.

sucht, ist Hansteen-Cranner[1]) der Auffassung, daß es sich um Wirkungen kalkfreier Lösungen auf der Oberfläche der Zellen handelt. Die „günstigen und antitoxischen Eigenschaften der Kalziumionen müssen als Wirkungen auf die Oberfläche des Zellkörpers betrachtet werden". Im Jahre 1922 legte Hansteen-Cranner[2]) das Hauptgewicht auf die plasmatischen Grenzschichten der Zellkörper, auf welche Alkalisalze in ganz schwachen Konzentrationen verflüssigend wirken, und die Permeabilität steigern, während Kalziumsalze schon in geringen Konzentrationen verfestigend und permeabilitätshemmend wirken. Damit wäre die Kalkfrage in erster Linie eine Permeabilitätsfrage und eine Frage der Wasserbilanz geworden. Die Kalkfrage als Frage der Permeabilitätsregulation griff im Jahre 1927 Mevius[3]) mit neuer Methodik an. Die Befunde von Mevius sind für die Pflanzenpathologie und für die Praxis von großer Bedeutung. Die wichtigste Aufgabe des Kalziums ist es, den mehr oder weniger labilen Permeabilitätszustand der Wurzelzellen in einen von Außenfaktoren unabhängigen, stabilen Zustand zu überführen. Alle diese Beobachtungen dürften nicht allein für die von Mevius verwendeten Versuchspflanzen gelten, sondern auch für säureliebende, z. B. Hochmoorpflanzen einerseits und Kalkpflanzen andererseits; für die letzteren sind stark saure Böden sehr wahrscheinlich nicht so sehr wegen der hohen Azidität wachstumshemmend, sondern weil die für einen normalen Permeabilitätszustand erforderlichen Ionen nicht in ausreichender Menge zur Verfügung stehen, denn Mevius konnte die kalkliebende Onobrychis in Gegenwart von Kalzium noch bei pH 4,1 mit normalen Wurzeln ziehen.

Die Versuche über Kalkmangelerscheinungen und die symptomatologischen Beschreibungen des Kalkmangels sind schon sehr alt. Nach Stohmann[4]) wird bei Mais das Sproßwachstum in Abwesenheit von Kalzium sofort sistiert. Im Jahre 1864 machte Wolf[5]) darauf aufmerksam, daß, während Bohnenwurzeln schon in relativ schwachen reinen Lösungen von Kali-, Natron- oder Ammoniumsalzen, oder in sehr schwachen Lösungen von Magnesia-Salzen erkrankten oder zugrunde gingen, sie nicht allein weit stärkere Konzentrationen von Kalksalzen vertrügen, sondern, daß sie vielmehr „einen eigentümlichen Reiz auf die Bildung des Wurzelsystems auszuüben schienen." Im Jahre 1875 stellte Joseph Boehm die Frage: Welcher mineralische Stoff ist es, an dessen Mangel die Keimpflanzen der Bohne vorzeitig zugrunde gehen? Die Antwort hierauf gab er selbst, „sie lautet demnach ganz bestimmt: dieser Aschenbestandteil ist der Kalk". Etwas später studierte Nobbe[6]) die Erscheinungen des Kalkmangels bei Wasserkulturen. Buchweizen und Erbsen kamen nur wenig über das Keimungsstadium

[1]) Hansteen-Cranner, B., Über das Verhalten der Kulturpflanzen zu den Bodensalzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1910, Bd. 47, S. 344.

[2]) Hansteen-Cranner, B., Zur Biochemie und Physiologie der Grenzschichten lebender Pflanzenzellen. Meld. f. Norges Landbrouks-Høiskole, 1922, Heft 1/2.

[3]) Mevius, W., Kalzium-Ion und Wurzelwachstum. Jahrb. f. wiss. Bot. 1927, Bd. 66, S. 183.

[4]) Stohmann, F., Über einige Bedingungen der Vegetation der Pflanzen. Annal. d. Chem. u. Pharmaz. 1862, Bd. 121, S. 285.

[5]) Wolf, W., Die Saussureschen Gesetze der Aufsaugung von einfachen Salzlösungen durch die Wurzeln der Pflanzen. Landw. Versuchsst. 1864, Bd. 6, S. 203.

[6]) Döbner-Nobbe, Botanik für Forstmänner, 1882, S. 314.

Abb. 19. Bohnen. Rechts Kalkmangel. Nach Richter.

hinaus. Die fahlen Blätter zeigten Flecke, welche den durch Säurewirkung entstandenen ähnlich waren, und vertrockneten allmählich, wobei die Blattstiele häufig einknickten. An Nadelhölzern bekamen schon die erstjährigen Nadeln gelbe bis braune Spitzen. — In den Versuchen von Bruch[1]) (1901) starben die kalkfrei erzogenen Buchweizenpflanzen häufig unter Bildung eigentümlicher bräunlicher Flecken ab. Da in diesen Versuchsreihen die oberirdischen Teile gegenüber der Wurzel verhältnismäßig spät zum Absterben gezwungen wurden, eine Erscheinung, die sich oft zeigt und mit einer starken Einschränkung des Wasserwechsels in Zusammenhang zu bringen ist, hat Bruch die Giftwirkung kalkfreier Nährlösungen unterschätzt und eine Polemik daran geknüpft, welche die Streitfragen jener Zeit lebendig erhält (Abb. 19).

Eine anschauliche Schilderung über den Verfall von *Phaseolus*-Arten bei Kalkkarenz hat v. Portheim[2]) gegeben: Die Krankheit beginnt bei den Keimlingen von *Phaseolus vulgaris* am Hypokotyl (bei *Ph. multiflorus* am Epikotyl) mit dem Austreten eines Tropfens unterhalb oder an der Krümmung, und zwar auf der Innenseite derselben; manchmal kann man mehrere Tropfen bemerken. Daß in einzelnen Fällen keine Tropfen zu bemerken sind, liegt an dem schnellen Verdunsten der Flüssigkeit. Die Wurzeln hatten sich schon früher gebräunt, an manchen Stellen wurden die Epidermis und ein bis zwei darunter liegende Zellreihen sowie einige Wurzelhaare von der Bräunung ergriffen, während an anderen Stellen die Epidermiszellen kollabierten; später werden immer mehr und mehr Zellen gebräunt. Die Gefäßpartien färben sich intensiv braun und die Interzellularen füllen sich mit einem Inhalte von gleicher Farbe. In manchen Fällen erscheint allerdings zur Zeit des Tropfenaustrittes und weitgehender Er-

[1]) Bruch, P., Zur physiologischen Bedeutung des Ca in der Pflanze. Landw. Jahrb. 1901, Bd. 30, Ergänzbd. 3, S. 130.

[2]) Portheim, L. v., Über die Notwendigkeit des Kalkes für Keimlinge, insbesondere bei höheren Temperaturen. Sitz.-Ber. d. Kaiserl. Akad. Wien 1901, Abt. I, S. 113.

krankung des Hypokotyls die Bräunung der Wurzeln noch nicht so weit fortgeschritten. An den Stellen, wo der Tropfen austritt, gleichen die Zellen ganz denen einer gesunden Pflanze, nur sehen wir gegen die Krümmung hin eine Bräunung der Gefäßmembranen, einzelner Zellen und Interzellularen im Perizykel. Im zweiten Stadium der Erkrankung wird das Hypokotyl an der Stelle, wo der Tropfen zum Vorschein gekommen war, glasig, doch bräunt sich diese Stelle schnell, so daß mitunter diese Erscheinung nicht mehr wahrzunehmen ist. Manchmal ist das Hypokotyl an dieser Stelle seinem ganzen Umfange nach glasig und braun, mitunter ist die Bräunung auf der Innenseite ausgebreiteter als an der Außenseite. Ein anderes Mal wieder bemerkt man auf der Innenseite einen kleinen, fast schwarzen Fleck und Einschrumpfung des Hypokotyls an dieser Stelle. Im Innern der Pflanze sieht man die Gerbstoffschläuche, die Gefäße und die sie umgebenden Partien erkrankt. Die Zellen des Perizykels mit Ausnahme derer, die an das Kambium grenzen, sind mit braunem Inhalte erfüllt und wimmeln von Bakterien; die Interzellularen dehnen sich so aus, daß einige der Zellen wie isoliert erscheinen; der sie umgebende Raum ist verfärbt und von Bakterien erfüllt. Die Bräunung des Hypokotyls schreitet gegen die Krümmung zu fort, ein Einfallen oder Vertrocknen ist aber noch nicht zu beobachten. Die Gerbstoffschläuche färben sich immer dunkler und die sie begrenzenden Zellen werden auseinander getrieben. Die Epidermiszellen an der erkrankten Zelle sind gestreckter als die der gesunden Pflanzen und haben ein glasiges Aussehen. Die Gewebepartien der Wurzel sind intensiv gebräunt, dagegen Primordialblätter und Epikotyl bis auf dessen gelblich gefärbte Gefäße gesund. An der Stelle, wo die Erkrankung zuerst aufgetreten ist, findet nun eine Einschnürung statt, die ganz kurz oder auch länger sein kann; die eingeschnürte Partie ist dunkelbraun und matt, sie hat das glasige Aussehen verloren und läßt sich nur schwer mit dem Messer schneiden, da das Gewebe hier ganz locker geworden ist. Die Epidermiszellen der angrenzenden Teile nehmen ganz eigentümliche Formen an, sind aufgedunsen, viel größer als bei den gesunden gleichaltrigen Bohnen, und jede Zelle dringt in ihre Nachbarzelle durch einen schnabelförmigen Fortsatz vor. Gleichzeitig mit dem Vorrücken der Bräunung gegen die Kotyledonen zu geht die Tinktion des Hypokotyls in der Richtung der Wurzel vor sich, bis diese erreicht ist. Die meisten Zellen enthalten sehr viele Bakterien. Wurzeln, die sich an der Ansatzstelle von Hauptwurzel und Hypokotyl am untersten Teile desselben entwickelt haben, bleiben kurz und bräunen sich alsbald. Die Pflanze klappt nun an der eingeschnürten Stelle zusammen und diese Partie vertrocknet. Querschnitte zeigen uns hier eine zusammenhanglose, körnige, graue Masse, in der sich ein gelblicher Streifen befindet, der die Gerbstoffschläuche mit rotbraunem Inhalt und die Gefäße, die einzigen noch erhaltenen Elemente, enthält. An Stellen, die von der Einschnürung etwas entfernter sind, bemerkt man, daß die Epidermis und die äußersten Zellreihen abgestorben sind und eine undurchsichtige Masse bilden; die anderen Zellen des Perizykels sind zerknittert, zum Teil braun gefärbt oder gestreckt. Das Stranggewebe ist vollständig gebräunt, die inneren Markzellen zerfallen in dunkelbraune Körnchen und Klümpchen, die Gefäße der Vegetationsspitze und der neuen kleinen Blättchen, die sich trotz der Erkrankung entwickeln, zeigen auch schon braune Färbung, die Primordial-

blätter sind an den Spitzen geschwärzt. Das hypokotyle Glied wird schließlich auch oberhalb der Einschnürung von der Krankheit ergriffen und hat nur an der Ansatzstelle des Epikotyls noch nicht die tiefbraune Färbung angenommen. Das Epikotyl und die schlaff gewordenen Primordialblätter sind dunkelgelb, die Gefäße derselben und der Blattstiel dunkelbraun. Das Faulen des Hypokotyls breitet sich gegen Wurzeln und Kotyledonen immer weiter aus, die Pflanze kann sich nicht mehr aufrecht erhalten und fällt zusammen. Die Blätter werden dunkelgelb und glasig, die Gefäße sind dunkelbraun. Schließlich beginnen auch die Blätter und die Endknospe zu faulen, die Wurzeln stellen nach ganz kurzer Zeit ihr Wachstum ein, und es entwickeln sich nur kleine oder ganz rudimentäre Seitenwurzeln. Die Wurzelspitze geht zugrunde und ist von einer weißlichen Wolke, den Resten der Wurzelhaube, umgeben. Die Erkrankung durch Kalkmangel macht sich also durch Bräunung und Wachstumseinstellung der Wurzeln, braune Färbung der Gefäße und durch den Tropfenaustritt am hypokotylen Gliede bemerkbar; die anderen pathogenen Erscheinungen sind sekundärer Natur. Durch erhöhte Temperatur wird die Erkrankung gefördert. Ähnliche Krankheitserscheinungen ergaben sich auch an den zahlreichen anderen untersuchten Pflanzenarten; durch Bestreichen der eben erkrankten Pflanzen mit geeigneten Kalksalzlösungen zeigte sich ein Zurückgehen der Krankheitssymptome, die beste Wirkung auf die Wurzelentwicklung übte Bestreichen mit zehnprozentiger Kalziumnitratlösung oberhalb der erkrankten Stelle. Das Bestreichen mit Kalklösung bewirkt, daß sich die Pflanzen bis zum vollständigen Verbrauch der Reservestoffe erhalten. Die Erkrankung der in kalkfreien Nährlösungen am Lichte kultivierten Keimlinge erfolgt um so schneller, je günstiger die sonstigen Wachstumsbedingungen sind. Der Kalkentzug hat eine bedeutende Veränderung in der Aschenzusammensetzung der Pflanzen zur Folge und äußert sich überhaupt durch einen Komplex von Erscheinungen. Von physiologischen Erscheinungen ist die bei Kalkmangel herabgesetzte Atmungsintensität am bemerkenswertesten.

Auch Merkenschlager[1]) verwendete *Phaseolus* zu seinen Mangelversuchen. Die Symptome, die sich bei *Phaseolus multiflorus* auf Kalkmangel einstellen, sind so außerordentlich scharf, daß nichts die Unentbehrlichkeit des Kalkes für die Pflanzenzelle besser beleuchten könnte. Die Kulturen ohne Kalk waren die ersten, die außerordentlich litten. Die Wurzel wurde nach kurzer Zeit braun, sie blieb unfähig zur Nebenwurzelbildung, verschleimte und bot zahlreichen Bakterienherden ein geeignetes Substrat. Die Würzelchen, die oberhalb des Spiegels der Wasserkultur hervorbrachen, erreichten die Lösung, um vergiftet zu werden; kurzum eine ohne Kalk gezogene Pflanze bietet nach kürzester Zeit ein Bild der Verwüstung. Die Blätter gewinnen ein geschrumpftes Aussehen, ihre Farbe ist „giftgrün". Im Jahre 1923 studierten Boas und Merkenschlager[2]) die Kalkkarenzerscheinungen bei der gelben Lupine, einer „kalkfeindlichen" Pflanze. Sie fanden, daß auch hier in kurzer Zeit eine „volle Desorganisation" der Wurzeln

[1]) Merkenschlager, F., Tafeln zur Vergleichenden Physiologie und Pathologie der Kulturpflanzen. Schlegel, Berlin 1927.

[2]) Boas, F., u. Merkenschlager, F., Die Lupine als Objekt der Pflanzenforschung. Parey, Berlin 1923, S. 61.

eintritt. Diese Verfallserscheinungen konnten 1927 bei allen drei Lupinenarten bestätigt werden *(Lupinus albus, luteus* und *angustifolius)*[1]).

Kalkmangel im eigentlich pflanzenphysiologischen Sinn ist in der Natur viel seltener als man gemeinhin unter dem Eindruck des Alters und des Ansehens der „Mergelung" annimmt. Die Kalkung ist zum großen Teil eine bodenkundliche Frage, die nicht im Rahmen einer Stoffwechselpathologie höherer Pflanzen zu besprechen ist. Auch wo Kalkmangelsymptome für die höheren Pflanzen beschrieben sind, handelt es sich zu einem erheblichen Teil um Symptome akuter Säurevergiftungen säureempfindlicher Pflanzen. Dennoch kann der Komplex nicht ganz zerlegt werden in der Weise, daß zwischen Kalkmangel und Säurevergiftung fortlaufend unterschieden wird, in der Praxis beruht eben die Säurevergiftung säureempfindlicher Gewächse auf Kalkmangel. Die günstigen Reaktionen dieser Pflanzenarten auf eine Durchkalkung der Böden haben dazu verführt, daß man im Laufe der letzten Jahre über das Ziel hinausschoß und daß heute gegen eine generelle Bodenneutralisation Stimmen laut werden.

Die Kalkmangelsymptome, soweit sie in der freien Natur äußerlich in Erscheinung treten, beziehen sich in der überwiegenden Zahl der Fälle auf kalkholde Pflanzenarten. Die Kulturpflanzen sind nicht etwa herausgehoben aus der Gesetzlichkeit pflanzengeographischer Assoziationen. Die pflanzengeographischen Gesetze blieben unter der Fürsorge des Menschen für seine Kulturarten oft überdeckt, aber sie werden immer wieder offenbar.

Kalimangel

Da im Mineralstoffwechsel der Pflanze unter den zur Ernährung unbedingt notwendigen Aschenbestandteilen das Kalium mengenmäßig an erster Stelle steht, und da es durch ein verwandtes Element nicht oder nur unvollkommen vertretbar ist, sind seine Schwankungen von erheblichem Einfluß auf den gesamten Chemismus der Pflanze. Nicht weniger als 20—50 Prozent der Asche werden von Kalium bestritten (Czapek)[2]) doch schwankt die Menge je nach den Pflanzenorganen und deren Alter[3]). In den pflanzlichen Geweben ist das Kalium fast ausschließlich in wasserlöslicher Form vorhanden (Janssen und Bartholomew[4]), Kostytschew und Eliasberg[5]), Weevers[6])). Das K-Ion

---

[1]) Mevius, W., Kalzium-Ion und Wurzelwachstum. Jahrb. f. wiss. Bot. 1927, Bd. 66, S. 183.

[2]) Czapek, F., Biochemie der Pflanze. Bd. II, Jena 1920, S. 391.

[3]) Schmalfuß, K., Über die Rolle des Kaliums im Stoffwechsel der Pflanze. Fortschr. d. Landw. 1931, Bd. 6, S. 526.

[4]) Janssen, G., und Bartholomew, R. P., The influence of the potash concentration in the culture medium on the production of carbohydrates in plants. Journ. Agric. Res. 1930, Bd. 40, S. 243.

[5]) Kostytschew, S., und Eliasberg, P., Über die Form der Kaliumverbindungen in lebenden Pflanzengeweben. Zeitschr. f. phys. Chem. 1920, Bd. 111, S. 228.

[6]) Weevers, Th., Untersuchungen über die Lokalisation und Funktion des Kaliums in der Pflanze. Trav. bot. néerl. 1911, 8.

Weevers, Th., Die physiologische Bedeutung des Kaliums in der Pflanze. Biochem. Zeitschr. 1917, Bd. 78, S. 357 und 1918, Bd. 89, S. 281.

ist nach mikrochemischen Untersuchungen hauptsächlich in der Vakuole lokalisiert, unsicher ist sein Vorhandensein im Cytoplasma; in den Kernen und in den Chromatophoren konnte es nicht nachgewiesen werden (Lloyd[1]), Weevers[2])). Von den einzelnen Geweben sind besonders kalireich die Meristeme der Wurzel und des Sprosses, die Phloemelemente und Markstrahlen, die Embryonen und Speicherorgane sowie das Mesophyll des Blattes (Dowding[3]), Jegorow[4]), Schimper[5]), Weevers[2])). Diese Verteilung zeigt, daß das Kali besonders in den Zonen des Wachstums deponiert wird.

Welche Funktionen das Kalium in der Pflanze auslöst oder an welchen es teilnimmt, ist noch nicht voll geklärt. Eine Reihe von Forschern nimmt eine direkte Mitwirkung des Kaliums bei der Photosynthese an (Nobbe und Mitarbeiter[6])). Dabei denken Stoklasa[7]) und Szolnoki[8]) an die radioaktiven Eigenschaften des Kaliums. Die radioaktiven Elektronen des Elementes sind nach dieser Theorie die Kräfte, welche die Zerlegung des Kohlendioxydes auslösen. Mittelstaedt[9]) schreibt dem Kalium die Rolle eines „Kraftüberträgers" zu, dem die Kondensation des Formaldehydes zu Zucker und Stärke obliegt. Wilfarth und Wimmer[10]) fanden bei Kalimangel eine vermehrte Bildung von Assimilationsflächen, aber eine Reduktion der Reservestoffbehälter und der Kohlehydrate bei Rüben- und Knollengewächsen und der Samen bei Körnerfrüchten. Andere Forscher (Benecke[11]), Jost[12]), Weevers[2])) suchen die funktionelle Be-

---

[1]) Lloyd, F. E., The cobalt sodium hexanitrite reaction for potassium in plant cells. Flora 1925, Bd. 118—119, S. 369.

[2]) Weevers, Th., Untersuchungen über die Lokalisation und Funktion des Kaliums in der Pflanze. Trav. bot. néerl. 1911, 8.

Weevers, Th., Die physiologische Bedeutung des Kaliums in der Pflanze. Biochem. Zeitschr. 1917, Bd. 78, S. 357 und 1918, Bd. 89, S. 281.

[3]) Dowding, E. S., Annals of Bot. 1925, 39.

[4]) Jegorow, M. A., Pflanzenernährungsfragen. Bedeutung des K und Mg für die Pflanze. Woprossi sollnogo pitania rasterij Charkow, 1923, ref. in Bot. Centralbl. 1924, Bd. 145, S. 423.

[5]) Schimper, A. F. W., Zur Frage der Assimilation der Mineralsalze durch die grüne Pflanze. Flora 1890, Bd. 79, S. 48.

[6]) Nobbe, F. und Mitarbeiter. Über die organische Leistung des Kalium in der Pflanze. Chemnitz 1871.

[7]) Stoklasa, J., Ist das Kalium-Ion an der Eiweißsynthese in der Pflanzenzelle beteiligt? Biochem. Zeitschr. 1916, Bd. 73, S. 107.

Stoklasa, J., Die physiologische Bedeutung des Kaliums in der Pflanze. Biochem. Zeitschr. 1917, Bd. 82, S. 310.

[8]) Szolnoki, I., Radioaktivität, Lichtelektrizität und Kaliwirkung. Ernähr. d. Pflanze 1931, Bd. 26, S. 177.

[9]) Mittelstaedt, O., Funktion des Kalis bei dem Assimilationsvorgange im Pflanzenorganismus. Ref. in Chem. Zentralbl. 1896, 2, Bd. 67, S. 632.

[10]) Wilfarth, H. W., und Wimmer, G., Die Kennzeichen des Kalimangels an den Blättern der Pflanzen. Zeitschr. f. Pflanzenkr. 1903, Bd. 13, S. 82.

Siehe auch Remy, Th., Zuckerrübenversuchsbericht für 1929. Landw. Jahrb. 1930, Bd. 71, S. 345.

[11]) Benecke, W., Die zur Ernährung der Schimmelpilze nothwendigen Metalle. Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, S. 487.

[12]) Jost, L., Pflanzenphysiologie. 1913, III. Aufl.

deutung des Kaliums im Eiweißstoffwechsel. So macht Benecke[1]) darauf aufmerksam, daß auch chlorophyllfreie Pflanzen des Kaliums zu ihrer Ernährung bedürfen. Briggs[2]) fand eine kaum veränderte Intensität der Photosynthese in kaliumfreier Nährlösung bei *Phaseolus vulgaris*. Nightingale[3]) und seine Mitarbeiter dagegen kommen zum Schluß, daß das Kalium direkt oder indirekt zur Kohlensäureassimilation, für die Anfangsstadien der Nitratreduktion und für die Zellteilung und wahrscheinlich für die Synthese der Eiweißkörper notwendig ist. Janssen und Bartholomew[4]) fanden steigenden Gehalt an löslichem Stickstoff in der Pflanze bei Kalimangel. Mevius und Dikussar[5]) fanden bei Kaliummangel eine Steigerung des Gesamtstickstoffes sowie des löslichen Stickstoffes. Sie glauben daher, daß die Permeabilität und die Aufnahme von Nitrat- und Ammoniumionen aus einer kalifreien Lösung gesteigert sei. Schmalfuß[6]) stellte in Kalimangelpflanzen einen erhöhten Gehalt an Gesamtstickstoff fest und einen im allgemeinen absolut höheren, relativ, d. h. auf den Gesamtstickstoff bezogenen, geringeren Gehalt an Eiweißstickstoff. In der relativ erhöhten Menge des löslichen Stickstoffs sind Amide und Ammoniak prozentual stärker vertreten als bei kalireichen Pflanzen. Nach neueren Untersuchungen kann es nicht mehr zweifelhaft sein, daß eine wesentliche Aufgabe des Kaliums in der Aufrechterhaltung der Wasserbilanz der Pflanze besteht. Diese Untersuchungen haben für die Pflanzenpathologie wichtige Grundlagen geschaffen. Zwar ist der Gedanke, daß das Kali an der Hydratur (Ausdruck von H. Walter) der Pflanze beteiligt sei, nicht neu, er ist schon von de Vries[7]) 1884 ausgesprochen worden. De Vries sah in der Anhäufung des Metalls, das er sich an organische Säuren gebunden denkt, im Zellsaft junger Organe das wirksamste Mittel zur Erhöhung der Turgorkraft der Pflanze. Keegan[8]) spricht dem Kali die Schutzrolle zu, das Plasma vor Dehydrierung zu bewahren. Diese Vorstellungen, zunächst intuitiv und hypothetisch formuliert, gewannen durch die wichtigen Arbeiten von Hansteen-Cranner[9]) einen experimentellen Unterbau. Allerdings verlegt Hansteen-Cranner die Vorgänge in die plasmatischen Grenzschichten, welche die Permeabilität formieren. Soll Wasser durch die peripheren Lipoidschichten in die Zelle

---

[1]) Benecke, W., Die zur Ernährung der Schimmelpilze nothwendigen Metalle. Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28, S. 487.

[2]) Briggs, G. E., Proc. Roy. Soc. London 1923, 94.

[3]) Nightingale, G. Z., Schermerhorn L. G. und Robbins, W. R., Some effects of potassium deficiency on the histological structure and nitrogenous and carbohydrates constituents of plants. New Jersey Agric. exp. stat. 1930, Bull. 499.

[4]) Janssen, G., und Bartholomew, R. P. The influence of the potash concentration in the culture medium on the production of carbohydrates in plants. Journ. Agric. Res. 1930, Bd. 40, S. 243.

[5]) Mevius, W., und Dikussar, I., Nitrite als Stickstoffquellen für höhere Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1930, Bd. 73, S. 633.

[6]) Schmalfuß, K., Über die Rolle des Kaliums im Stoffwechsel der Pflanze. Fortschr. d. Landw. 1931, Bd. 6, S. 526.

[7]) de Vries, H., Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. Jahrb. f. wiss. Bot. 1884, Bd. 14, S. 427.

[8]) Keegan, P. A., Chemical News, 1912, 106.

[9]) Hansteen-Cranner, B., Beiträge zur Biochemie und Physiologie der Zellwand und der plasmatischen Grenzschichten. Ber. d. Deutschen Bot. Ges. 1919, Bd. 37, S. 390.

aufgenommen werden können, müssen die Lipoide hier nicht solche Verbindungen eingehen, die in Wasser nicht schwellbar sind. Solche Erscheinungen können die früheren Befunde Hansteen-Cranners erklären, daß, während die lipoidfällenden Ca-Ionen für die Wasserversorgung der Pflanze ungünstig, die nichtlipoidfällenden K-Ionen dagegen günstig sind. Und wenn kalkfliehende Pflanzen auf kalkreichen Böden nicht gedeihen, hat dies vielleicht darin seinen Grund, daß Kalzium leicht das Kalium aus seinen Verbindungen mit den Lipoiden der plasmatischen Grenzschichten verdrängt und so eine hinreichende Aufnahme sowohl von diesem Metalle als von Wasser in die Zellen hindert. Daß das Kali einen bedeutenden Einfluß auf die Hydratur der Pflanzen innehält, zeigen auch die Versuche von Kisser[1]), der feststellen konnte, daß das Kalisalz die Wasseraufnahme stark erhöht, die Wasserabgabe jedoch sehr herabsetzt. Bei Vorhandensein von Kali ist die Wasserökonomie der Pflanze die beste. Das Kalzium verhält sich in bezug auf den Wasserhaushalt der Pflanze umgekehrt. In ähnlicher Richtung liegen auch die Versuche Brauners[2]), der einen Einfluß von Kalisalzen auf die Quellung einer leblosen Pflanzenmembran, sowie auf die Filtrationsgeschwindigkeit durch diese beobachtete und dabei feststellte, daß das Kaliion sich von anderen Kationen scharf hervorhob. Merkenschlager[3]) folgert aus seinen Versuchen mit Buchweizen, daß das Kalium im Dienste der Hydratur der Pflanze steht.

Diese Rolle des Kaliums im Dienste einer gesunden Hydratur kann aber nur aufrecht erhalten werden, solange die Konzentration des Kaliums im Zellsaft nicht so hoch ansteigt, daß die speziellen Eigenschaften des Kalis nicht von seiner Salzwirkung paralysiert werden. Ist dies der Fall, dann muß es zur Dehydrierung des Plasmas kommen.

Es ist nicht von der Hand zu weisen, daß das Kali im Gegensatz zur menschlichen und tierischen Physiologie in der Pflanze deswegen an erster Stelle steht, weil die Pflanze die Hydratur mit Hilfe weitlumiger Zellsafträume regelt und dazu Konzentrationen eines Stoffes braucht, der auch in stärkeren Mengen nicht dehydratisierend auf das Plasma wirkt, sondern erst bei Überschreitung eines für die einzelnen Arten verschieden hoch gelegenen Schwellenwertes seine vor Dehydrierung des Plasmas schützende Wirkung verliert. Lundegardh[4]) meint, daß die hohe Beweglichkeit und die leichte Absorptionsmöglichkeit des Kaliions der Grund für das Vorherrschen dieses Elements in der Pflanze sei. Das Kali wirkt auch auf den Wasserhaushalt des Bodens, doch kann auf

---

[1]) Kisser, J., Untersuchungen über den Einfluß der Nährsalze auf die Wasserabgabe, Wasseraufnahme, relative Sproß- und Wurzelmasse und die Blattstruktur. Planta, 1927, Bd. 3, S. 569.

[2]) Brauner, R., Untersuchungen über die Elektrolyt-Permeabilität und Quellung einer leblosen natürlichen Membran. Jahrb. f. wiss. Bot. 1930, Bd. 73, S. 542.

[3]) Merkenschlager, F., Methoden zur physiologischen Diagnostik der Kulturpflanzen, dargestellt am Buchweizen. Wien 1926.

[4]) Lundegardh, H., Studier över Strasändens Näringsupptagande samt dettas betydelse för tillväxten och för uppkomsten av icke-parasitära sjukdomar (Studien über die Nährstoffabsorption der Cerealien und die Ursache nichtparasitärer Krankheiten). Centralanstalt för försöksv. pa jordbruks, 1931, Medd. Nr. 403.

diese Zusammenhänge nicht weiter eingegangen werden. Hollrung[1]) hat schon im Jahre 1905 die Feuchtigkeitsreserven kalireicher Ackerteile untersucht. Kalimangel kommt äußerlich oft spät zum Ausdruck, wenn die Wasserversorgung fließend bleibt. In diesem Falle können kaliarm erwachsene Pflanzen zu einer ansehnlichen Wachstumsleistung gelangen, zeigen sich aber dann zu Beginn des Reifeprozesses erschöpft.

Wilfarth und Wimmer[2]) haben die einzelnen Stadien genauer verfolgt. „Gemäß der vermehrten Blätterbildung bleiben die Kalimangelpflanzen den normal ernährten äußerlich länger gleich, als bei Mangel von Stickstoff und Phosphorsäure. Da ihr alle anderen Nährstoffe in genügender Menge zur Verfügung stehen, bildet die Pflanze zuerst reichlich Protoplasma, assimiliert anfänglich normal und benutzt den geringen Kalivorrat zur Bildung von Zellwandungen, zum Aufbau eines möglichst großen Pflanzengerüstes. Tritt jetzt Kalimangel ein, so vermögen die Blätter die Kohlensäure der Luft nicht mehr zu ersetzen, die Pflanze hat von nun an eine in ihren Grundlagen gestörte Entwicklung, da sie neue Stärke nur noch mangelhaft oder gar nicht mehr bilden kann, die Organe also, in denen die Pflanze Kali oder Zucker ablagert, nicht völlig ausgebaut werden können. Sobald dieser Zustand eintritt, nehmen die Blätter aller Pflanzen, soweit wir dieselben studiert haben, eine eigentümliche Krümmung an, die konvexe Seite nach oben gerichtet. Jetzt treten zuerst in der Nähe der Blattränder, später über die ganze Blattfläche verbreitet, gelbliche Flecke auf, deren Farbe ganz schnell in braun und manchmal von braun fast in weiß übergeht. Dabei bleiben der Blattstiel, die Blattrippe und Adern des Blattes samt deren nächster Umgebung dunkelgrün gefärbt. Die Flecke erscheinen oft so schnell, daß das ganze Blatt einen gelblich verfärbten Schein annimmt. Die Blätter vertrocknen schließlich meistens vom Rande ausgehend, mit dunkelbrauner Farbe. Blüte und Fruchtbildung sind bei derartigen Pflanzen nur gering, gemäß der Größe des Kalimangels, und nicht selten geht eine derselben vorzeitig zugrunde. Wieder im Gegensatz zu Stickstoff- und Phosphorsäuremangel, bei welchem auch die kleinste Pflanze bis zum Ende der Vegetationsperiode gesund erhalten bleibt."

Merkenschlager beschreibt Kalimangelerscheinungen bei *Phaseolus multiflorus*. Als die Defekte in den anderen Mangelkulturen schon sichtbar waren, hatte sich das Fehlen des Kalis nur in der Verfärbung der Wurzelspitzen bemerkbar gemacht. Die Masse selbst blieb bis dahin hinter der Kontrolle kaum zurück. Erst einige Tage darauf machten sich Mangelsymptome bemerkbar. Zunächst wurden die Wurzeln in Mitleidenschaft gezogen, sie verloren ihre weiße Farbe, ohne daß der Verfall so rasch gegangen wäre, wie in den Kulturen ohne Phosphorsäure.

---

[1]) Hollrung, M., Gibt es ein Mittel, um den in diesem Jahre beobachteten Dürreerscheinungen bei den Zuckerrüben in Zukunft zu begegnen? Blätter f. Zuckerrübenb. 1905, Bd. 12, S. 76.

[2]) Wilfarth, H. W., und Wimmer, G., Die Kennzeichen des Kalimangels an den Blättern der Pflanzen. Zeitschr. f. Pflanzenkr. 1903, Bd. 13, S. 82.

Vgl. auch Wilfarth, H. W., Römer, H. und Wimmer, G., Über die Nährstoffaufnahme der Pflanzen in verschiedenen Zeiten ihres Wachstums. Landw. Versuchsst. 1906, Bd. 63, S. 1.

Eine Verlängerung der Lebensdauer tritt bei Kalimangel im Gegensatz zu Stickstoff- und Phosphorsäuremangel nicht ein. Während in den letztgenannten Fällen ein erstarrtes Scheinleben bei reduziertem Stoff- und Wasserwechsel sich lange fristen kann, zeigt sich in kaliarmen Pflanzen die umgekehrte Erscheinung. Die Pflanze erstarrt nicht, sondern zeigt im Gegenteil eine sehr empfindliche Labilität bei Wasserschwankungen. v. Seelhorst[1]) hat solche Unterschiede bei Vietsbohnen *(Phaseolus vulgaris nanus)* beschrieben. Die Pflanze welkt bei Kalimangel, wenn Schwierigkeiten in der Wasserversorgung eintreten. Diese Erscheinung ist außerordentlich häufig beobachtet worden. Eine schöne farbige Darstellung einer kaliarmen Kartoffelpflanze findet sich bei Krüger und Wimmer.[2]) In Grenzfällen, wenn die Wassernot nicht unvermittelt kommt, nimmt die Pflanze eine merkwürdige „Duckhaltung" und „Kauerhaltung" an. Die Internodien entwickeln sich verkürzt, die Blattränder sind nach unten geschlagen, es entsteht der Eindruck der „Flügellahmheit" namentlich bei Arten mit plastischen Blattformen. Die Blätter vergilben, zuerst in der Nähe der Blattränder, die defekten Stellen bräunen rasch (Oxydationsprodukte des Gerbstoffes usw.), manchmal werden die defekten Stellen auch weiß (Luzerne), die Blattstiele und die der Nervatur benachbarten Zellkomplexe bleiben nicht selten lange Zeit chlorophyllführend. In fortgeschrittenen Stadien vertrocknen die Blätter vom Rande her und nehmen je nach Art und Rasse eine dunkelbraune oder schwarze Farbe an.

Bei Düngungsversuchen an Kiefern fand Möller[3]), daß bei Kalimangel die Sämlingspflanzen eine geringere Wuchskraft und fahlere Nadelfärbung zeigten.

Sehr charakteristisch sind die Kalimangelerscheinungen an der Buchweizenpflanze. Die Krümmung der Blätter tritt hier weniger deutlich hervor, als bei anderen Pflanzen; die Blattabstände der Stengel verkürzen sich jedoch auch hier. Sobald die Pflanze in den Kalimangelzustand eintritt, werden auf den Blättern gelbliche Flecke sichtbar, von den Rändern anfangend. Die Flecke verbreiten sich schnell über das ganze Blatt, gehen allmählich in braun und dann meistens in weiß über.

Als Indikator des Kalimangels ist nach Schaffnit und Volk[4]) *Chenopodium album* besonders ausdrucksfähig.

Anschaulich schildern Krüger und Wimmer[5]) die Entstehung der Kalimangelbilder. Bei schwachem Kalimangel wachsen die Pflanzen zuerst oft

---

[1]) Seelhorst, v., Die durch Kalimangel bei Vietsbohnen *(Phaseolus vulgaris nanus)* hervorgerufenen Erscheinungen. Zeitschr. f. Pflanzenkr. 1906, Bd. 16, S. 2.

Siehe auch Schaffnit, E. und Volk, A., Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Physiologie verschieden ernährter Pflanzen. Landw. Jahrb. 1928, Bd. 67, S. 314.

Kraus, C., Kalidüngung und Getreidelagerung, Landw. Jahrb. f. Bayern 1915, Bd. 5, S. 259.

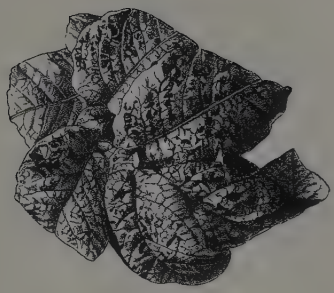
[2]) Krüger, W., und Wimmer, G., Über nichtparasitäre Krankheiten der Zuckerrübe. Anhalt. Versuchsst. Bernburg 1927, Mitt. 65, S. 199, 201 und 202.

[3]) Möller, A., Karenzerscheinungen bei der Kiefer. Zeitschr. f. Forst- und Jagdwesen, 1904, S. 745.

[4]) Schaffnit, E., und Volk, A., Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Physiologie verschieden ernährter Pflanzen. Landw. Jahrb. 1928, Bd. 67, S. 314.

[5]) Krüger, W., und Wimmer, G., Über nichtparasitäre Krankheiten der Zuckerrübe. Anhalt. Versuchsst. Bernburg, 1927, Mitt. 65, S. 199, 201 u. 202.

1



3

2

4

5

Abb. 20. Kalimangel.

1 Tabakblatt infolge von Kalimangel gekrümmt mit braunen, zum Teil eingerissenen Rändern; nur die Nervatur ist noch grün, während die Intercostalfelder gelb bis weiß verfärbt erscheinen. *2* Blatt einer normal ernährten, *3* einer kalihungrigen Kartoffelpflanze; bei letzterem stehen die Blattfiederchen dichter beieinander und sind nach unten gekrümmt. Die hell gezeichneten Stellen sind gelblich, die Intercostalfelder sind braunfleckig, ebenso wie die Blattränder. *4* und *5* Blätter der Buchweizenpflanze mit gelblichen, dann gebräunten, schließlich weißen Flecken. (Nach Wilfarth und Wimmer.)

kräftiger, als wenn sie reich mit Kali ernährt werden, weil offenbar die schwächere Konzentration der Nährlösung zu freudigerem Wachstum anregt. Kalimangel macht sich bei der Rübe aber trotzdem deutlich bemerkbar durch stark wellige Beschaffenheit der Blätter. Kommt nun der Zeitpunkt, an welchem der Vorrat an aufnehmbarem Kali im Boden erschöpft wird, so tritt, je nachdem diese Erschöpfung schnell oder langsam vor sich geht, ein mehr oder weniger schneller Verfall der Pflanze ein und zwar derart, daß dieselbe immer mehr vergeht oder sogar vorzeitig zum Absterben kommt. Auf welchen Bodenarten, leichten oder schweren, bei längerer Fortlassung einer Kalidüngung der Vorrat an aufnehmbarem Kali schneller erschöpft wird, läßt sich von vornherein nicht sagen; diese Erschöpfung kann durch mannigfache Umstände beeinflußt werden, Art der Bindung des Kalis im Boden, sonstige Düngung, Witterungsverhältnisse.

Für den Uneingeweihten haben derartig veränderte Rüben oft eine gewisse Ähnlichkeit mit solchen, die durch Blattläuse geschädigt sind. Bei genauer Betrachtung zeigt sich aber stets ein sicher erkennbarer Unterschied zwischen beiden Pflanzenschädigungen. Bei Vorhandensein von Blattläusen, die im allgemeinen an der Unterseite der Blätter leicht festzustellen sein werden, rollen sich die meist unbeschädigten Blattränder scharf nach unten ein; sollten sich infolge der Beschädigung durch Blattläuse die gekrümmten Blatteile allmählich braun färben, so erfolgt die Färbung gewöhnlich ziemlich gleichmäßig, häufig mit dazwischen liegenden kleinen grünen Oasen, niemals aber mit solcher Gleichmäßigkeit wie bei dem Kalimangel.

Die bei Luzerne häufig zu beobachtende Weißtüpfelung bringt E. Hiltner[1]) mit Kalimangel in Verbindung.

Daß die Getreidepflanze bei geringem Kalivorrat die grünen Blätter auf Kosten der Körner ausbildet, hat schon Hellriegel beobachtet. Bei Stickstoffmangel ist die Entwicklung zwar stark gehemmt, sie verläuft aber stetiger und weist nicht die Kerbung zwischen den vegetativen und generativen Vorgängen auf. Linsbauer[2]) schreibt dem Kali einen Einfluß auf die normale Fruchtausbildung zu und zwar im Zusammenwirken mit Phosphorsäure.

Pathologische Anthozyanbildung ist bei Kalimangelpflanzen entschieden seltener als bei Phosphorsäure- und Stickstoffmangelpflanzen. Über das Ausbleiben von Anthozyan bei Pflanzen, bei denen das Anthozyan zum normalen Stoffwechsel gehört, bei Kalihunger haben Wilfarth und Wimmer[3]) Aufzeichnungen gemacht, die einer weiteren Untersuchung wert wären. Der Buchweizen, der in gesundem Zustand sehr stark zur Anthozyanbildung neigt, bildete in den Versuchen der genannten Autoren bei starkem Kalimangel selbst in grellem Sonnenlicht den Farbstoff nicht aus. Wilfarth und Wimmer beobachteten diesen Farbstoffmangel bei Kalihunger auch bei anderen Arten, gingen aber nicht weiter darauf ein. Im Extremfall hatten wir also mit pathologischer Antho-

[1]) Hiltner, E., Die Weißtüpfelung der Luzerne eine Kalimangelerscheinung. Prakt. Bl. f. Pflanzenb. u. Pflanzensch. 1923, Bd. 1, S. 46.

[2]) Linsbauer, L., Über eine Stoffwechselerkrankung an Apfelfrüchten und deren Heilung. Zeitschr. f. Pflanzenkr. 1922, Bd. 32, S. 10.

[3]) Wilfarth, H. W., und Wimmer, G., Die Kennzeichen des Kalimangels an den Blättern der Pflanzen. Zeitschr. f. Pflanzenkr. 1903, Bd. 13, S. 82.

zyanbildung bei Phosphorsäure- und Stickstoffmangel bei Pflanzen zu rechnen, bei welchen normalerweise das Anthozyan nicht stark in Erscheinung tritt und mit dem Unterbleiben von Anthozyanbildung bei Kalimangel bei Pflanzen, in denen das Anthozyan eine Begleiterscheinung des normalen Stoffwechsels ist. Janson[1]) hat Fälle von Spitzendürre bei Bäumen durch Zufuhr von 40 prozentigem Kalisalz geheilt. Ob Spitzendürre bei Bäumen mit Kalimangel zusammenhängt, kann nur von Fall zu Fall entschieden werden. Die Heilung kaliarmer Pflanzen durch Kalizufuhr erfolgt spontan. Nobbe erzielte bei kalihungrigen Pflanzen, die ihr Wachstum seit zwei Monaten eingestellt hatten, durch Zufuhr von Chlorkali schon nach drei Tagen neuen Zuwachs. Die pathologischen Vorgänge, welche sich bei Kalimangel abspielen, können sich bei einer unvermittelten Zufuhr anderer Nährstoffe, namentlich bei Kalkung noch verstärken. Bei der Kalkung müssen stets die Beziehungen der in Betracht kommenden Arten zum Kali und zum Wasserhaushalt des Bodens im Auge behalten werden. Der Kalk ist und bleibt zwar der große Entgifter des Stoffwechsels, aber er kann die Aufnahme anderer wichtiger Stoffe stark beeinträchtigen. Adolf Meyer[2]) hob dies schon 1880 hervor. Er fand die Wirkung des Kaliumchlorids bei seinen Versuchspflanzen abgeschwächt, sobald gleichzeitig sekundäres Kalziumphosphat im Wurzelbereich war.

Später hat Ehrenberg[3]) für den sekundären Kalimangel eine ungeheure Literatur angeführt, wobei freilich ein Teil der Argumentation mehr für die Bedeutung von Reaktionsverschiebungen spricht. Immerhin steckt in dem Kalk-Kaligesetz von Ehrenberg ein richtiger Kern. Dieses Gesetz ist bedeutsam für die Phytopathologie, da es die weitverbreiteten Erscheinungen eines sekundären Kalimangels betrifft. Es lautet: „Wird für eine schwächer mit Kali versorgte Pflanze die Kalkzufuhr erheblich gesteigert, so tritt hierdurch eine Zurückdrängung der Kaliaufnahme ein, welche erhebliche Schäden im Gefolge haben kann. Durch einseitige Verstärkung der Kalkdüngung kann aber wieder die Pflanze vor Kaliüberschwemmung bewahrt und zu günstigerer, gegebenenfalls normaler Entwicklung gebracht werden."

Das Kalium ist ein ausgesprochen vegetativ, d. h. weniger auf die sexuellen Vorgänge gerichtetes Pflanzenelement. Sobald die Vegetationshöhe erreicht ist, wandern bei Kalimangel die Nährstoffe mit Ausnahme der Phosphorsäure in ansehnlichen Mengen in den Boden zurück. Diese Exosmose von Stoffen kann mechanistisch gedeutet werden, eine vitalistische Deutung ist aber vorläufig nicht abzuweisen.

Über Zusammenhänge zwischen Kalimangel und pflanzlichen Infektionskrankheiten können nur einzelne Hinweise gegeben werden. v. Feilitzen[4]) machte bei Moorkulturen von Timotheegras die Beobachtung, daß das Gras erst von einem Pilz, der nicht näher beschrieben ist, befallen wurde, nachdem es

[1]) Janson, A., Kalidüngung gegen die Spitzendürre. Prakt. Ratgeber f. Obst- und Gartenb. 1905, Bd. 20, S. 342.

[2]) Meyer, A., siehe IV. Aufl. Bd. I, S. 329 dieses Handbuches.

[3]) Ehrenberg, P., Das Kalk-Kali-Gesetz. Landw. Jahrb. 1920, Bd. 54.

[4]) Feilitzen, v., Wie zeigt sich der Kalimangel bei Klee- und Thimotheegras? Mitt. d. Ver. z. Förder. d. Moorkult. 1904, S. 41.

durch Kalimangel geschwächt worden war. Bei Klee bemerkte er, daß die ohne oder mit schwerlöslichem Kali bestellten Parzellen so „verbrannt" aussahen, wie auf magerem Sandboden nach langen Trockenperioden. Sehr häufig wurde beobachtet, daß alle Kalimangelpflanzen von Rüben oder Kartoffeln sehr leicht in ihren Wurzel- resp. Knollenorganen zur Fäulnis neigen. Kalimangelpflanzen von Sinapis wurden nach Beobachtungen von Wilfarth und Wimmer[1]) stärker von Blattwanzen befallen als normal ernährte Pflanzen.

Zusammenfassend ist über das Kali zu sagen, daß die Einzelheiten seiner Mitwirkung bei der Produktion organischer Substanz noch weithin ungeklärt sind. Als Regulator der Wasserbilanz der Pflanze tritt das Kali am augenfälligsten in Erscheinung. Es ist eine ökologische Regel, daß die auf leichten Böden wachsenden Arten zu den „Kalipflanzen" zu zählen sind. (Buchweizen, Roggen, Lupine, Serradella, Kartoffel.) Je nach den Saugkräften dieser Arten und je nach der Lage der Schwellenwerte liegt die Gefahr der Kaliübersalzung verschieden hoch. Eine solche besteht praktisch nicht beim Buchweizen, bei der Kartoffel besteht die Gefahr der Kaliübersalzung, wenn trockenheiße Perioden zu erwarten sind. Für die Wasserführung der Sandflora kommt dem Kalium eine wichtige regulatorische Bedeutung zu. Diese Erkenntnis ist namentlich für die Agrikulturbotanik des deutschen Ostens wichtig. Stets ist indessen der verschiedene Charakter der Arten zu berücksichtigen (Relativität der Salzwirkung). Krankheiten, die als Wasserbilanzkrisen (Merkenschlager[2]) anzusprechen sind, sind durch Kalizufuhr entscheidend zu beeinflussen. So konnte Rademacher[3]) die Flissigkeit (Weißährigkeit) bei Hafer durch Kalizufuhr bis zur Bedeutungslosigkeit herabmindern.

Magnesiummangel

Infolge seiner Reaktionsfähigkeit ist das Magnesium im pflanzlichen Stoffwechselgeschehen vielfach verkoppelt. Daß organische Magnesiumverbindungen sehr wichtige Synthesen *in vitro* ermöglichen lassen, ist bekannt (Grignardreaktion). Seitdem Willstätter[4]) das Magnesium als Bestandteil des Chlorophylls erkannt hat, ist die Unersetzbarkeit des Magnesiums bewiesen, aber die Funktionen des Magnesiums sind mit der Beteiligung am Molekülkomplex des Chlorophylls nicht erschöpft. O. Loew[5]) sieht im Magnesium den physiologischen Träger der Phosphorsäure in der Pflanze. Die grundlegenden Untersuchungen von Willstätter[4]) haben neuerdings durch K. Noack und Kießling[6]) eine Erweiterung erfahren. Danach stimmt bereits das Protochlorophyll, die auch im

[1]) Wilfarth, H. W., und Wimmer, G., Die Kennzeichen des Kalimangels an den Blättern der Pflanzen. Zeitschr. f. Pflanzenkr. 1903, Bd. 13, S. 82.

[2]) Merkenschlager, F., Die Wasserbilanzkrisen der Kulturpflanzen und ihre phytopathologische Bedeutung. Angew. Bot. 1930, Bd. 12, S. 442.

[3]) Rademacher, B., Zur Rolle des Kaliums im Wasserhaushalt der Pflanze. Ernähr. d. Pflanze, 1932, Bd. 28, S. 147.

[4]) Willstätter, R., und Stoll, A., Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Ber. d. Deutsch. Chem. Ges. 1915, Bd. 48 II, S. 1540.

[5]) Loew, O., Die Lehre vom Kalkfaktor. Berlin 1914.

[6]) Noack, K., und Kießling, W., Zur Entstehung des Chlorophylls und seiner Beziehung zum Blutfarbstoff. Zeitschr. f. physiologische Chem. 1929, Bd. 182, S. 13.

Dunkeln bildungsfähige Vorstufe des Chlorophylls, in seinen wesentlichen Eigenschaften, auch im Magnesiumgehalt mit dem Chlorophyll überein. Kolloidchemisch scheint das Magnesium eine besonders schwankende Stellung einzunehmen. Bei allen Permeabilitätsversuchen hat sich immer wieder die Beobachtung machen lassen, daß es zwischen die Alkalisalze einerseits und die Erdalkalisalze andererseits zu stehen kommt. Bald neigt es mehr zu diesen, bald zu jenen.[1]) Bald wird ein Antagonismus des Magnesiums zum Kalk (O. Loew)[2]) sichtbar, bald zum Kalium (Benecke)[3]). Daß Beziehungen zwischen Magnesiumgehalt und Wasserführung bestehen, wird in neuerer Zeit immer wahrscheinlicher. Schröder[4]) fand schon 1874, daß im Frühjahr in den äußeren Teilen des Holzkörpers der Fichte eine Erhöhung des Magnesiumgehaltes und gleichzeitig eine beträchtliche Erhöhung des Wassergehaltes stattfindet. Canals[5]) fand bei Hygrophyten und Sukkulenten einen höheren Magnesiumgehalt als bei nichtsukkulenten Xerophyten. Rißmann[6]) konnte dies bestätigen und kam zu dem Schluß, daß der Magnesiumgehalt mit Wasserführung im Zusammenhang steht. Tatsächlich ist z. B. die Kartoffelpflanze, bei welcher eine Kombination von Hygrophytismus und Sukkulenz vorliegt, eine ausgesprochene Magnesiumpflanze.

Die Beziehungen des Magnesiums zum Turgorsystem der Pflanze erreichen nicht die offenkundigen Wirkungsstärken des Kalis. Das Kali indessen ist an der Wasserführung des menschlichen Körpers weniger beteiligt. Hier steht das Magnesium an erster Stelle. Daß rachitische Knochen wasserreicher sind als normale und gleichzeitig einen höheren Magnesiumgehalt besitzen, ist in der menschlichen Physiologie schon lange bekannt.[7])

In den Symptomen des Magnesiummangels läßt sich eine Ähnlichkeit zu den Symptomen des Phosphorsäuremangels feststellen. Es hat also den Anschein, daß der Magnesiummangel in der Pflanze eine geringere Beweglichkeit oder Mobilisierbarkeit von Phosphorsäureverbindungen im Gefolge hat. Bei Kiefernsämlingen konnte Möller[8]) eine orangerote Färbung beobachten. Die Nadeln zeigten im Oktober leuchtend orangegelbe Spitzen und weiter gegen die Mitte zu ein leuchtendes Rot, während die Basis grün blieb. Die Verfärbungen traten im zweiten Jahr nach einer Magnesiumgabe nicht mehr auf. Ramann analysierte die spitzenroten Nadeln zweijähriger Kiefern und fand, daß dieselben 0,2791% Magnesia (auf Trockensubstanz berechnet) enthielten, während die danebenstehenden normal grünen Pflanzen einen Gehalt von 0,6069% aufwiesen.

---

[1]) Höber, R., Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. 5. Aufl. 1922.

[2]) Loew, O., Die Lehre vom Kalkfaktor. Berlin 1914.

[3]) Benecke, W., Über die Giftwirkung verschiedener Salze auf Spirogyra und ihre Entgiftung durch Calciumsalze. Ber. d. Deutschen Bot. Ges. 1907, Bd. 25, S. 235.

[4]) Schröder, I., Tharandter Forstl. Jahrb. 1874, Bd. 24, S. 177.

[5]) Canals, E., Du rôle physiologique du magnésium chez les végétaux. Montpellier, 1920.

[6]) Rissmann, R., Der Mineralstoffwechsel grüner und etiolierter Pflanzen. Planta, 1930, Bd. 9, S. 195.

[7]) Morawitz, P., und Nonnebruch, W., Handbuch der Biochemie des Menschen und der Tiere. Fischer, Jena 1925, Bd. 8, S. 316.

[8]) Möller, A., Karenzerscheinungen bei Kiefer. Zeitschr. f. Forst- und Jagdwesen, 1904, Bd. 36, S. 745.

Abb. 21. Magnesiummangel bei Tabak (Sand Drown). Nach Garner.

Nobbe[1]) fand ebenfalls in magnesiumfreien Nährlösungen bläßliche, durch gelbe und orangerote unterbrochene Farbtöne, die Blattentfaltung war gehemmt, die Internodien waren verkürzt. Die Chloroplasten waren blaßgelbgrün und enthielten in der Regel spärliche Stärkeeinschlüsse. Auch die Stengel färbten sich bei Magnesiumkarenz rötlich, doch war die gleiche Erscheinung auch bei Stickstoffmangel zu beobachten. Unter dem Namen Sand Drown ist in Amerika eine Tabakchlorose bekannt, welche Garner[2]) (Abb. 21) als Magnesiummangel diagnostiziert hat. Die unteren Blätter beginnen sich zu färben, die Spitzen zuerst und werden blaßgelb bis weiß, die Blattrippen bleiben grün. Magnesiummangel scheint bei der Tabakpflanze nicht selten vorzukommen. Auch die Delhi-Versuchsstation[3]) hat über Tabakkrankheiten infolge von Magnesiummangel berichtet. Die günstige Wirkung von schwefelsaurer Kalimagnesia auf Kartoffel ist bekannt. Merkenschlager und seine Mitarbeiter heben die Bedeutung des Magnesiums für den Mineralstoffwechsel der Kartoffel hervor.

Ein Unterschied zu den Symptomen des Phosphorsäuremangels besteht darin, daß die magnesiumarmen Pflanzen keine Starrbilder und keine Hyperchlorophyllierung liefern, sondern von weicher Konsistenz und blasser Farbe bleiben, andererseits aber nicht direkt welk aussehen wie die Kalimangelbilder.

Die Lebensdauer magnesiumfrei erzogener Pflanzen ist größer als bei voller Kalkkarenz. Die Vorräte der Samen an Magnesium sind im allgemeinen beträchtlich. Die in den Proteinkörnern eingeschlossenen Globoide sind als Kalk- und Magnesiaverbindungen mit einer gepaarten Phosphorsäure anzusehen.

Sekundärer Magnesiummangel für die Pflanzen entsteht nach Oscar Loew[4]) bei zu hohem Kalkgehalt des Bodens. Loew nimmt an, daß Kalk als stärkere

---

[1]) Döbner-Nobbe, Botanik für Forstmänner. 4. Aufl., S. 315.

[2]) Garner, W. W., Sand-drown, a chlorosis of tobacco due to magnesium deficiency and the relation of sulphates and chlorids of potassium to the disease. Journ. Agric. Res. 1923, Vol. 23, S. 27.

[3]) —, Kali- und Magnesia-Mangelerscheinungen bei Delhi-Tabak. Ernähr. d. Pflanze, 1927, Bd. 23, S. 126.

[4]) Loew, O., Die Lehre vom Kalkfaktor. Berlin 1914.

Base die Phosphorsäure in der Pflanze an sich reißt und sich zu wenig Magnesiumphosphat bilden kann. Dadurch würde die Assimilation der Phosphorsäure, also auch die Bildung von Nucleoproteiden im Zellkern, verzögert und die Zellkernteilung und das Pflanzenwachstum hintangehalten. Loew formulierte die „Lehre vom Kalkfaktor" folgendermaßen: „Ein größerer Überschuß von Kalk über Magnesia verzögert die Assimilation von Phosphorsäure und andererseits ein Überschuß von Magnesia über Kalk verzögert die Assimilation des Kalkes für den Zellkern." Das optimale Verhältnis zwischen Kalk und Magnesium läge je nach Pflanzenart verschieden. Die Lehre vom Kalkfaktor hat Widerspruch und Zustimmung erfahren. Eine endgültige Stellungnahme ist noch nicht möglich. Immerhin ist nicht zu bestreiten, daß Magnesiummangel häufig Symptome annimmt, welche besonders vom Phosphorsäuremangel bekannt sind.

Neuerdings konnte Jessen[1]) die „Chlorophyllkumulierung", welche Merkenschlager (Abb. 22) beschrieben hat und zunächst mit Säureschäden in Verbindung gebracht hat, durch Magnesiumzufuhr zum Verschwinden bringen. Die „agglutinierten" Komplexe zeigen die Merkmale, die wir vom Phosphorsäuremangel her kennen, aber der Gesamthabitus der Pflanze widerspricht dem Ausdruck akuter Phosphorsäurekarenz. Die Flottmachung der Chlorophyllfixierungen (an der Kumulierung selbst kann Magnesiummangel allein nicht Schuld sein, da das Magnesium im Gegensatz zur Phosphorsäure zum Molekülkomplex des Chlorophylls direkt gebraucht wird), erinnert eindringlich an die alte Loewsche Theorie.

Hohe Säuregrade und Magnesiumverluste im Boden bringt Gehring[2]) miteinander in Beziehung. Gehring glaubt, daß in den weitgehend entbasten Böden ein starker Mangel an Magnesia herrsche und daß die Säureschäden vielfach Magnesiummangelschäden sind. In der Tat gelang es vielfach durch Zufuhr von Magnesiumsulfat krankhafte Symptome zum Verschwinden zu bringen.[3])

Abb. 22. Chlorophyllkumulation bei Hafer (Magnesiummangel). Nach Merkenschlager.

Phosphorsäuremangel

Daß ohne Phosphorsäure kein pflanzliches Leben möglich ist, weiß man schon lange. Die Wichtigkeit der Phosphorsäure wurde in der Wissenschaft eigentlich nie verkannt, in der Praxis häufig. Die alten Materialisten prägten den Satz „Ohne Phosphor kein Gedanke". Und wenn auch heute kein Mensch mehr diese naive Formel unserer alten Materialisten als unserer Weisheit letzten Schluß nimmt, so ist doch die Bedeutung der Phosphorsäure für die Bildung des wertvollsten plasmatischen „Urteiges", der Nukleoproteide, nie unterschätzt worden. In der Praxis hat man die Versuche ohne Phosphorsäuredüngung

[1]) Jessen, W., Die Marmorierung der Blätter der Getreidearten, eine Magnesiummangelerscheinung. Zeitschr. f. Pflanzenern. u. Düng. 1931, Teil A, Bd. 22, S. 129.

[2]) Gehring, A., Neuere Anschauungen über die düngende Wirkung von magnesiumhaltigen Düngemitteln. Zeitschr. f. Pflanzenern. u. Düng. 1930, Teil A, Bd. 17, S. 300.

[3]) Eckstein, O., Ergebnisse der Agrikulturchemie, 1930, Bd. II.

auszukommen, öfter als einmal bereitwillig mitgemacht und sich empfindliche Rückschläge geholt.[1])[2]) Die Symptome des Phosphorsäuremangels sind äußerlich oft unscharf, ja nicht selten findet der Landwirt in seiner Bücherei Beschreibungen, die sich widersprechen. Älteste Literaturangaben über die Symptomatologie des Phosphorsäuremangels werden oft unkritisch neben den Befunden einer neueren Diagnostik aufgestapelt.

Zwei Symptome sind es, welche als Mangelerscheinungen für Phosphorsäure in der Literatur immer wiederkehren. Sie betreffen einmal die Hyperchlorophyllierung der Blätter und zweitens die Verschiebung der Blüten- und Reifezeiten. Beide stehen in der Tat in engem Abhängigkeitsverhältnis zum Phosphorsäurestoffwechsel der Pflanze. Unter dem erdrückenden Gestrüpp von Fehldeutungen und Fehlmethoden ist doch also etwas wie ein roter Faden sichtbar geblieben. Wir wollen einmal diesen Faden verfolgen und wir werden sehen, daß wir dabei manchen Einblick in die Zusammenhänge und auch manchen Ausblick auf die neuen Methoden zur Erfassung der schwierigen Komplexe gewinnen. Die Beobachtung der Hyperchlorophyllierung, das heißt des pathologisch verstärkten Blattgrüns bei Phosphorsäuremangel ist auf Nobbe[3]) zurückzuführen. Nobbe zog Eichen in phosphorsäurefreier Nährlösung. Das Wachstum war sistiert, die Funktionen der Zellteilung erloschen, aber das Laub blieb tiefgrün und dieses Scheinleben währte drei volle Jahre. Es kann freilich nicht damit gerechnet werden, daß drei volle Jahre lang alle Phosphorsäure auszuschließen war, Spuren werden mit dem Staub auf die Blätter gelangt sein, aber der alte Nobbesche Vegetationsversuch zeigte zwei wichtige Tatsachen. Die Phosphorsäure gelangt am inneren Getriebe des Zellstoffwechsels zur Wirkung, sein Fehlen bringt die Zellteilung und das Wachstum zum Stillstand, aber das äußere Getriebe bleibt lange Zeit in Funktion. Damit ist die Sonderstellung der Phosphorsäure gegenüber den anderen mineralischen Nährstoffen eigentlich schon früh erkannt worden und damit wird auch verständlich, warum die Bedeutung der Phosphorsäure immer wieder verkannt wird.

Die Hyperchlorophyllierung der Blätter bei Phosphorsäuremangel ist seit Nobbe oftmals beobachtet worden. Symptomatologische Hinweise sind in Handbücher und Nachschlagewerke übergegangen. „Phosphorsäuremangel äußert sich durch dunkelgrüne Blätter, deren Farbe vor dem Absterben nicht in Gelb übergeht. Gewöhnlich vertrocknen sie aus dem Grün ins Braun, zuweilen unter Zwischenschaltung eines gelb-rötlichen Farbtones".[4]) In neuerer Zeit hat besonders Krüger die Hinweise an eigenen Versuchen erneuert: „Schon nach wenigen Tagen bleiben die Pflanzen normal ernährten gegenüber deutlich zurück, wobei die ohne Stickstoff sich hellgrün, die ohne Phosphorsäure sich

[1]) Aereboe, F., Düngerwirtschaft ohne Auslandsphosphate. Parey, Berlin 1922.

[2]) Lemmermann, O., und Wießman, H., Die ertragsteigernde Wirkung der Kieselsäure bei unzureichender Phosphorsäureernährung der Pflanzen. Zeitschr. f. Pflanzenern. u. Düng. 1922, Teil A, Bd. 1, S. 185.

[3]) Döbner-Nobbe, Botanik für Forstmänner. 4. Aufl., S. 317.

[4]) Wimmer, G., Die Kalimangelerscheinungen. Veröffentl. d. DLG. ohne Druckort und Jahr.

dunkelgrün färben." Ist dauernd nur schwacher Phosphorsäuremangel vorhanden, so bleibt die dunkelgrüne Farbe unter Umständen bis zur Ernte das einzige äußere Kennzeichen dieses Mangels. Es erheben sich zunächst zwei Fragen. Die erste Frage lautet, ob eine Hyperchlorophyllierung auch für Vorgänge bekannt ist, bei welchen Phosphorsäuremangel primär nicht vorliegt und die zweite Frage bezieht sich auf die Deutung dieser Chlorophyllschoppung. Unter der Bezeichnung „giftgrün" ist die Hyperchlorophyllierung auch für andere Vorgänge bekannt. So gehört zur Diagnostik des Steinbrandes die übertönte Chlorophyllfarbe der Ähre. Auch der Vorgang der Degeneration der Kartoffel ist nicht selten von einer Form begleitet, bei der die Blattracht merkwürdig „kauert" und sich „duckt" („Gänsehaut"), die Chlorophyllfarbe aber nicht wie bei der Blattrollkrankheit, einer anderen Form der Degeneration, nachläßt, sondern übersättigt erscheint. Damit ge angen wir zur Frage nach den Ursachen der Überschoppung, Hyperchlorophyllierung. Die naheliegendste Erklärung ist die mechanistische. Dadurch, daß das Wachstum sistiert ist, häufen sich auf engem Raum Körper an, zu deren Bildung Phosphorsäure nicht notwendig ist. Gegen diese grobmechanische Erklärung, die übrigens ziemlich alt ist, läßt sich nicht viel sagen, zumal für eine vitalistische Deutung die Unterlagen fehlen. Vitalistisch wäre die Deutung dieser Erscheinung als Überkompensation und auch diese Deutung ist nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen. Eine klare Stellungnahme zu diesen Fragen ist solange nicht möglich, solange die Struktur des Plasmas, in welche die Chlorophyllkörner eingebettet sind, nicht im Zustande von Phosphorsäuremangel genauer untersucht ist. Falls das Protoplasma in einem Zustand weitgehender Erstarrung und Denaturierung sich befindet und wir müssen dies aus der Sistierung der Zellteilung bei Phosphorsäuremangel schließen, sind die Lichtreflexbewegungen der Chlorophyllkörper träge, ja die Lage der Körper kann fixiert sein. Es könnte durch das Unterbleiben der Bewegung der Chlorophyllkörper rein optisch jener starr scheinende Zustand zustandekommen, den unser Auge als „giftgrün" empfindet. Die bei hohen Stickstoffgaben eintretende Verdunkelung des Chlorophyllgrüns wird dagegen nicht als giftgrün, d. h. als pathologisch empfunden. Daß es zu Starrbildern im Habitus phosphorsäurearm ernährter Pflanzen kommt, haben Krüger und Wimmer[1]) beobachtet: „Größerer Phosphorsäuremangel äußert sich in noch anderer Weise. In solchem Falle nehmen die tiefdunkelgrünen Blätter häufig eine liegende Stellung ein. Die Blattstiele haben dann das Bestreben, sich möglichst waagrecht zum Erdboden zu stellen, um sich dann beim Anfang der Blattspreite nach oben zu biegen, so daß die Spitzen der Blattspreiten senkrecht oder doch nicht sehr davon abweichend nach oben zeigen." Es handelt sich bei der Rübe zweifellos um Regulationen zum Verdunstungsschutz, wie es von den Starrtrachten bei der Blattrollkrankheit der Kartoffel bekannt ist. Das Sparrige, Pathologische dieser Bilder fällt ohne weiteres auf. Besonders beim Betasten der Blätter fällt der Unterschied zwischen gesunden und kranken Strukturen auf. Der Phosphorsäuremangel ist häufig begleitet von roten und gelbroten Farbnuancen.

[1]) Krüger, W., und Wimmer, G., Über nichtparasitäre Krankheiten der Zuckerrübe. Anhaltische Versuchsstat. Bernburg, 1927, Mitt. 65, S. 199, 201 und 202.

Da solche Beobachtungen unter den verschiedensten Versuchsbedingungen gemacht wurden, ist nicht anzunehmen, daß es sich um Sekundärsymptome handelt. Die orangerote Färbung von Pflanzenorganen bei Phosphorsäuremangel war schon Nobbe[1]) aufgefallen. Möller[2]) beobachtet 1904 bei seinen Kiefernaussaaten bei Phosphorsäuremangel eine blaurote Nadelfärbung. Im August war bereits eine blaurote Verfärbung der Kotyledonen und der unteren Blättchen aufgetreten. Im Oktober (vor den ersten Frösten) „hatten die Pflanzen durchweg jene stumpfviolette Färbung, die man früher wohl als das Anfangsstadium der Schütteerkrankung angesehen hat".

Sehr eindringlich machte Mitscherlich[3]) 1914 auf diese Rotfärbung bei Hafer aufmerksam. „ Die Beobachtungen betreffen die Rotfärbung des Hafers als Zeichen des Phosphorsäuremangels. Wir hatten zunächst einige Wochen vor der Ernte recht klares sonniges Wetter, welches die Erscheinung anscheinend wesentlich begünstigte. Die Rotfärbung trat meist kurz vor dem Absterben der Pflanzen ein. Sie war bei weniger gut entwickelten Pflanzen mehr dunkelkarminrot; ging aber bei besser entwickelten Pflanzen in ein leuchtendes rot über, welches sich vornehmlich an den Blättern zeigte." Wimmer[4]) spricht von der „Zwischenschaltung eines gelblichrötlichen Farbtones". Vogel[5]) hat die rote Farbe ganzer Pflanzen bei Phosphorsäuremangel an Kopfsalat festgestellt. Das Tafelwerk „Zur Vergleichenden Physiologie und Pathologie der Kulturpflanzen" von Merkenschlager[6]) führt eine farbige Darstellung der Rötungen. „Bei der Tomate ist die Unterseite der Keim- und Hauptblätter bei Phosphorsäuremangel immer stark violettrot, die Oberseite dunkelblaugrün."[7]) Gelegentlich ist auch von Braunflecken als Symptome des Phosphorsäuremangels die Rede (Abb. 23). Die Rotfärbung von physiologisch kranken pflanzlichen Organen als ein Symptom des Phosphorsäuremangels kann als erwiesen gelten. Es erhebt sich nunmehr die Frage nach dem Mechanismus der roten Farbstoffbildung. Da wohl verschiedene Prozesse durcheinander laufen, ist es schwer, die einzelnen Komponenten des Farbgemisches zu isolieren. Krüger und Wimmer[8]) fanden, daß sich das Fleisch phosphorsäurearm gezogener Rüben rasch rötet: „Mit Stahlinstrumenten (Messer oder Reibe) zerkleinert, färbt sich das Fleisch bzw. der Rübenbrei bei Phosphorsäuremangel stark rot.

---

[1]) Döbner-Nobbe, Botanik für Forstmänner. 4. Aufl., S. 317.

[2]) Möller, A., Karenzerscheinungen bei Kiefer. Zeitschr. f. Forst- und Jagdwesen, 1904, Bd. 36, S. 745.

[3]) Mitscherlich, E., Versuche zur Beurteilung des Düngerbedürfnisses des Bodens. Fühlings Landw. Ztg. 1914, Bd. 63, S. 78.

[4]) Wimmer, G., Die Kalimangelerscheinungen. Veröffentl. d. D.L.G. ohne Druckort und Jahr.

[5]) Vogel, F., Topfvegetationsvorversuche über Nährstoffmangel- und Wachstumserscheinungen zu gärtnerischen Kulturpflanzen auf drei verschiedenen Böden. Gartenbauwiss. 1929, Bd. 2, S. 289.

[6]) Merkenschlager, F., Tafeln zur vergleichenden Physiologie und Pathologie der Kulturpflanzen. Schlegel, Berlin 1927.

[7]) Meyer, L., Die Tomate, ein empfindlicher und schneller Indikator für Phosphorsäuremangel des Bodens. Fortschr. d. Landw. 1929, Bd. 4, S. 684.

[8]) Krüger, G., und Wimmer, G., Über nichtparasitäre Krankheiten der Zuckerrübe. Anhalt. Versuchsst. Bernburg, 1927, Mitt. 65, S. 199, 201 u. 202.

Dieses Rot ist um so dunkler und tritt um so schneller auf, je größer der Phosphorsäuremangel war. Beim Stehen färbt sich solcher Brei schnell schwarz." Hier handelt es sich zweifellos um die Wirkung von Phenoloxydasen und Tyrosinasen. Es muß aber dabei vermerkt werden, daß eine Spontanwirkung von Phenoloxydasen durchaus kein pathologisches Zeichen zu sein braucht, im Kartoffelsaft zeigen in der Regel die gesündesten Herkünfte, am heftigsten die Farbstoffbildung. Bei den roten Farbtönen phosphorsäurearm gebliebener Blätter sind vielleicht Chromolipoide beteiligt (Czapek).[1]) Mit der sukzessiven Verminderung des Chlorophylls geht in den Chloroplasten eine Anreicherung an Lipochromen, häufig von Ausbildung von Anthozyan begleitet, vonstatten. Da es möglich erscheint, daß die phosphorhaltigen Fette (Lezithin) in phosphorsäurearmen Pflanzen nicht ausreichend gebildet werden können, ist es nicht ausgeschlossen, daß der Fettstoffwechsel überhaupt in andere Bahnen gelenkt wird. Das pathologisch verstärkte Auftreten von Chromolipoiden kann leicht die Äußerung des abgebogenen Stoffwechsels sein. Das Studium des Fettstoffwechsels phosphorsäurearm gehaltener Pflanzen dürfte aller menschlichen Voraussicht nach tiefe Einblicke vermitteln. Aber wir sehen noch nirgends Anfänge dazu.

Abb. 23. Mangelbilder bei Phaseolus multiflorus. Nach Merkenschlager.

Die aussichtsreichsten Möglichkeiten für die Diagnostik von Mangelerscheinungen aber eröffnen sich in der Beachtung der Hydratur (Wasserbilanzführung) der Pflanze. Kalikarenz ruft Welkeneigungen bei Einschaltung von Durstproben hervor, Phosphorsäurekarenz aber erzeugt Starrbilder mit stark reduziertem Wasserverbrauch. Das Starrbild kommt durch Steilhaltung der Blätter, das Sparrige durch partielles Verriegeln der Spaltöffnungen zustande, wodurch die Pflanze unplastisch wird und aufgesteilt erscheint. Bei der Kartoffel sind die Erscheinungen außerordentlich scharf zu bekommen. Kalikarenz führt zum Welken oder zu einer Duckhaltung, Kaliüberschuß aber führt zu Rollbildern

[1]) Czapek, F., Biochemie der Pflanzen, 1913, Bd. 1, II. Aufl., S. 582.

und zur Steiltracht. Zwischen dem Kali und der Hydratur der Pflanze bestehen enge Beziehungen. Die Steiltracht von Pflanzen bei Phosphorsäuremangel, die Welkeneigung bei Kalimangel und Steiltracht bei Kaliüberschuß sind überaus verbreitete Erscheinungen in unseren Versuchsgärten. Ein klassisches Beispiel für die Demonstration der Steiltracht bei Phosphorsäuremangel ist, wie zuerst Hoagland (Abb. 24) gezeigt hat, die Tomate. Meyer[1]) hat die Tomate als

Abb. 24. Tomatentrachten nach Meyer.
Links: Phosphorsäurekarenz, Aufsteilung. Rechts: Vollernährte Keimlinge.

„empfindlichen und schnellen Indikator für Phosphorsäuremangel des Bodens" bezeichnet. Die pathologisch-regulatorische Steilhaltung der jungen Pflänzchen bei Phosphorsäuremangel ist in der Tat lehrreich. Die beiden lanzettlichen Keimblätter richten sich nach oben und bilden einen nach oben offenen spitzen Winkel; das erste Hauptblattpaar ist klein und nach oben zusammengeklappt. Bei genügender Phosphorsäureernährung zeigen dagegen die Keimblätter eine horizontale oder nach unten abgebogene Stellung und die Hauptblätter sind „aufgeklappt". Die Welketrachten der Kartoffel bei Kalimangel haben Krüger und Wimmer[2]) in einer schönen Abbildung festgehalten.

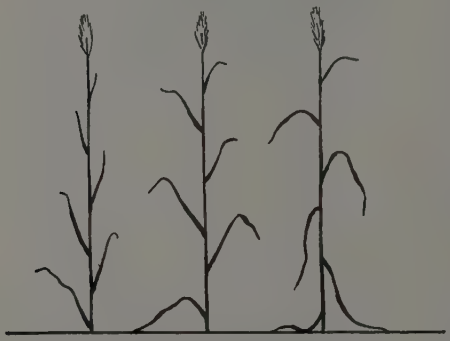


Abb. 25. Trachtenbilder bei Stickstoff-, Phosphorsäure-, Kalimangel
Starrtracht Welketracht
nach Schaffnit.

Wir fassen die vegetativen Erscheinungen des Phosphorsäurehungers noch einmal kurz zusammen. Beim Fehlen der Phosphorsäure wird das Wachstum sistiert, das Chlorophyll aber bleibt lange bei übersteigerter Färbung erhalten. Die Tracht der Pflanze wird starr (Steiltracht), eine lange Fristung des Lebens ist möglich. Ist Phosphorsäure vorhanden, aber im Defizit, dann sind äußere Symptome lange Zeit nicht in die Augen fallend. Die pathologischen Vorgänge spielen sich „unter der Decke"

[1]) Meyer, L., Die Tomate, ein empfindlicher und schneller Indikator für Phosphorsäuremangel des Bodens. Fortschr. d. Landw. 1929, Bd. 4, S. 684.

[2]) Krüger, W., und Wimmer, G., Über nichtparasitäre Krankheiten der Zuckerrübe. Anhalt. Versuchsst. Bernburg, 1927, Mitt. 65, S. 199, 201 u. 202.

ab und werden, auslaufend, häufig in pathologischen Rötungen der Blattorgane offenbar (Abb. 25).

Die durch Mangel an Phosphorsäure hervorgerufenen Störungen verlaufen demnach im Verhältnis zu anderen Karenzen (Kalk, Kali, Stickstoff) wenig akut, da sie die Chlorophyllbildung nicht ausschließen und den Chlorophyllchemismus unter Umständen lange intakt lassen. Die Phosphorsäurekarenz wirkt sich innerlich aus, auf die Bildung der Kernsubstanzen und auf die Zellteilung und in der Folgezeit auf die geschlechtlichen Funktionen der Pflanze, auf das generative Stadium der pflanzlichen Entwicklung.

Von zahlreichen Berichten über die Verschleppung der generativen Stadien durch Phosphorsäuremangel sollen nur einige Beispiele angeführt werden. P_2O_5-Mangel verzögert den Reifevorgang (Wimmer). „Reichliche Phosphorsäureernährung übt auf die Reifezeit einen beschleunigenden Einfluß aus" (Heuser).[1]) „Zu den hervorstechendsten Eigenschaften des Nährstoffes Phosphorsäure gehört seine reifefördernde und qualitätsverbessernde Wirkung." [2]) Russel macht auf die Wichtigkeit der Phosphorsäure für die nordischen Länder aufmerksam, in denen die kurzen Vegetationsperioden eine beschleunigte Reifezeit voraussetzen.

Wo Nanismus vorliegt, das heißt Krüppelwachstum, durch Hunger allgemein hervorgerufen, aber doch die Nährstoffe im richtigen Verhältnis stehen und der Stoffwechsel stark eingeschränkt ist, aber nicht in pathologischen Bahnen läuft, kann es zu einer vitalen, regulatorischen Reifebeschleunigung kommen. Die nanistischen Fälle sind von einseitigen Mangelerscheinungen wohl zu unterscheiden.

Alles, was mit den sexuellen Funktionen der Pflanze zusammenhängt, erfolgt bei Phosphorsäurekarenz mangelhaft. Schon seit Jahrzehnten gilt die Regel, daß P_2O_5 mehr bei Fruktifikationen als in den vegetativen Organen der Pflanzen zur Wirkung gelangt. Die Defekte bei Phosphorsäuremangel können sogar an den Blüten äußerlich sichtbar werden. Auf Phosphorsäuremangel hat Löschnig[3]) eine eigenartige Verkümmerung der Aprikosenblüte zurückgeführt; „der Griffel blieb sehr kurz oder verkümmert, durch eigenartige Krümmung der Staubfäden ist eine Bestäubung ausgeschlossen. Mangel an P_2O_5 soll ein frühzeitiges Abstoßen der Fruchtansätze hervorrufen". So ist das „Abstoßen der Äpfel und Birnen zur Zeit der Steinbildung" nach Bartz[4]) in der Regel eine Folge von Phosphorsäuremangel. Daß der Phosphorsäuremangel männlichen und weiblichen Geschlechtscharakter beeinflußt, haben Schaffnit und Volk[5]) gezeigt. Ein sehr geeignetes Objekt zum Studium des Einflusses der Ernährung auf die Geschlechts-

[1]) Heuser, O., Die wissenschaftlichen Grundlagen der Pflanzenernährung. Samml. Bornträger, 1924, Bd. 4, S. 23.

[2]) Dreyspring, C., und Krügel, C., Phosphorsäuremangelerscheinungen bei Tabak. Superphosphate, 1930, Vol. 3, S. 25.

[3]) Löschnig, J., Die Verkümmerung der Aprikosenblüte. Zeitschr. f. Garten- und Obstbau. Wien 1920, S. 27.

[4]) Bartz, H., Beobachtungen bei Apfelbuschbäumen. Gartenwelt 1925, Bd. 29, S. 248.

[5]) Schaffnit, E., und Volk, A., Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Physiologie verschieden ernährter Pflanzen. Landw. Jahrb. 1928, Bd. 67, S. 320.

bildung der Blüten ist der monözische Mais. Das Fehlen von Phosphorsäure wie auch von Stickstoff hat bei dieser Pflanze in erster Linie die Ausbildung weiblicher Blütenanlagen zur Folge. Die wenigen männlichen Blütenstände weisen im Gegensatz zur normalen Rispe keine Verzweigung und stets an der Basis der Rispe gleichzeitig weibliche Fruchtanlagen auf. Die Erscheinung der Vereinigung von männlichen und weiblichen Blüten ist ja beim Mais auch bei normaler Ernährung gelegentlich zu beobachten, bildet aber bei Mangelpflanzen, wenn nicht nur weibliche Blüten gebildet werden, die Regel. Die vielfach vertretene Ansicht, daß bei Nährstoffmangel vornehmlich männliche Organe ausgebildet werden, hat also zum mindesten keine allgemeine Gültigkeit. Interessant müßte sein, genau zu verfolgen, wie eine harmonische Phosphorsäureernährung die Erblinien von Pflanzen beeinflußt. Eine günstige Nachwirkung von Phosphorsäuredüngung im Erbgang wurde verschiedentlich festgestellt. Es kann im Rahmen dieser Abhandlung nicht weiter darauf eingegangen werden. Auf interessante Tatsachen über Mangelerscheinungen und Reizpathologie hat Schaffnit aufmerksam gemacht. Stickstoffmangel bedingt einen frühen Abschluß der Pflanzenentwicklung, die Vegetationsruhe wird verlängert, während Phosphorsäuremangel die Vegetation im Herbst ganz bedeutend hinauszögert, aber die Vegetationsruhe sehr verkürzt. Neben dieser Beeinflussung des jährlichen Entwicklungsrhythmus findet durch die Ernährung auch eine starke Änderung im Tagesrhythmus bei solchen Pflanzen statt, die z. B. nyktinastische Bewegungen ausführen. So behalten die Stickstoffmangelpflanzen von Tabak an warmen Tagen noch in heller Sonne die charakteristische Nachtstellung der Blätter bei, während ohne Phosphorsäure ernährter Tabak umgekehrt nur sehr träge, vor allem auch nur wenig zur Nachtstellung hin ausschlägt. Weiterhin hat Schaffnit auch über Mangelerscheinungen und enzymatische Abänderungen berichtet. Die Diastasetätigkeit erfährt in Stickstoffmangelpflanzen besonders aber in Phosphorsäuremangelpflanzen eine Hemmung. Die Beeinflussung des Säuregehaltes ist in Phosphorsäuremangelpflanzen am geringsten, bei Stickstoffmangel am höchsten.

Auf die in der Literatur zerstreuten Hinweise über Zusammenhänge zwischen Halmfestigkeit[1]) und Kälteresistenz[2]) (siehe Abschnitt Kälte dieses Handbuches) bei Phosphorsäurezufuhr soll nicht weiter eingegangen werden.

Der vorstehende Teil des Themas galt der nichtparasitären Pathologie der Pflanze bei Phosphorsäuremangel. Der Überblick über die Phosphorsäurefragen in der Pflanze wäre unvollständig, wenn die parasitären Komponenten unberücksichtigt blieben.

Es ist erklärlich, daß mangelhaft oder einseitig ernährte Pflanzen leicht das Opfer von Schwächeparasiten werden. Die Literatur ist reich an Berichten hierüber.

Was den echten Parasitismus betrifft, so wird erhöhte Anfälligkeit von Mangelpflanzen hauptsächlich für die Getreideroste berichtet. So schreibt Hassebrauk[3]): „. . . . bei Stickstoffmangelversuchen durch Verschiebung des Infek-

[1]) Doerell, Lagerung infolge Phosphorsäuremangel. Superphosphate 1930, Bd. 3, S. 32.
[2]) Berg, Auswinterungsschäden. Landw. Wochenschr. Halle/Saale 1928, Bd. 30, S. 596.
[3]) Hassebrauk, K., Über die Abhängigkeit der Rostinfektion von der Mineralsalzernährung der Getreidepflanze. Angew. Bot. 1930, Bd. 12, S. 33.

tionstypus nach der resistenten Seite, bei gesteigerter Stickstoffzufuhr durch erhöhte Rostanfälligkeit. Desgleichen konnte die rostfördernde Einwirkung ungenügender Kalizufuhr nach beiden Versuchsarten bestätigt werden. Auch die Ergebnisse der Versuche mit Phosphatdüngung erwiesen bislang die verschiedentlich berichtete rosthemmende Wirkung der Phosphorsäure." Über Phosphorsäurezufuhr und Schorfresistenz der Kartoffel ist gerade in jüngster Zeit eine lebhafte Diskussion entstanden. Es ist aber noch nicht ganz geklärt, welchen Anteil die Phosphorsäure selbst hat und welche Anteile auf das Konto von Reaktionsverschiebungen zu setzen sind. Die begreifliche Gegenbewegung gegen die rein parasitologische Auffassung der Pflanzenkrankheiten darf nicht zum gegenteiligen Extrem zur Überschätzung der Pflanzenhygiene führen. Es wäre verfehlt, den guten Ernährungszustand der Pflanze in seinen Abwehreigenschaften gegen parasitäre Angriffe höher zu bewerten als er ist. Wenn es sich um echte Seuchen mit großer vitaler Vehemenz handelt, dann bieten gerade die vollvitalen Bestände das beste und vollsaftige Angriffsfeld, ja die Fälle sind nicht selten, in denen die Starrbilder, welche nach Hunger- und Durstperioden auftreten, die Pflanzen mit trägem Stoffwechsel, mit aufgesteilter Blatthaltung und verriegelten Spaltöffnungen am glimpflichsten davonkommen. Und weil diese Dinge nicht hinreichend bekannt sind und in der Praxis sich nicht etwa selten ereignen, hat vielerorts eine tiefe Skepsis Platz gegriffen. Wir werden in Zukunft sehr unterscheiden müssen zwischen dem Schwächeparasitismus und der virulenten Seuche, die ins volle Leben greift. Für die Kartoffel ist nachgewiesen, daß gerade die gesündesten Bezirke die anfälligsten gegen die Phytophthoraseuche sind und daß umgekehrt das Milieu, welches die Degeneration und Erstarrung der Kartoffelpflanze begünstigt, weniger von Schwarzbeinigkeit und von der Krautfäule befallen zu werden scheint (Roschdestwensky[1]), Marx und Merkenschlager[2]). Die alten Bilder von Wimmer gewinnen im Lichte der neuen Darstellungen von Krüger, Schaarschmidt, L. Meyer, Schaffnit und Volk, Merkenschlager und seinen Mitarbeitern neues Leben. Von hohem Interesse sind die Befunde von Schaffnit und neuerdings von Kotte und Ritschl[3]), wonach das Chlorophyll phosphorsäurearmer hyperchlorophyllierter Blätter selbst nach zweistündigem Kochen in Alkohol nicht voll extrahierbar war (Chloroplastenerstarrung?).

Kalimangel führt zur „Flaggform" und erhöhter Pilzgefährdung, Kaliübersalzung aber zur „Starrform" mit geringer Plastik und weitgehender passiver Immunität gegen Mehltaupilze. Phosphorsäuremangel führt schon in früher Jugend zur „Starrform" und damit zu einer weitgehenden Resistenz (Abb. 26).

Wir treffen immer wieder auf diese Erscheinung. Ein klassisches Beispiel dafür ist die rollende Kartoffelstaude (s. Abb. 48), die zweifellos durch Kaliübersalzung (L. Hiltner, Wartenberg, E. Hiltner, siehe Abschnitt Kaliüberschuß) her-

[1]) Roschdestwensky, Kartoffelkrankheit und Ernte. Sonderdruck 1931 (Russisch).

[2]) Marx, Th., und Merkenschlager, F., Zur Biologie der Kartoffel. XII. Mitt., Arb. aus der B.R.A., 1932, Bd. 19, S. 425ff.

[3]) Kotte, W., und Ritschl, A., Über die Bedeutung der Nährstoffversorgung für die Jugendentwicklung der Rebe. Weinb. u. Kellerwirtsch. 1931, Bd. 10, S. 19 u. 27.

beigeführt werden kann. Krüger und Wimmer[1]) haben ein lehrreiches Starrbild der Kartoffel bei Phosphorsäuremangel und ein ebenso lehrreiches Flaggbild (We keform, Trauerform, geringer Turgor) der Kartoffel bei Kalimangel, ihrem Werke über die Zuckerrübe in farbiger Darstellung beigegeben. Die Starrform ist eine Regulation zur Bestreitung der Wasserbilanz bei Wurzelinsuffizienz. Die Pflanze richtet sich sparrig auf, verkleinert die der Transpiration ausgesetzte Fläche durch die Winkelverkleinerung ihrer Tracht, verriegelt partiell die

Abb. 26. Phytophthora infestans auf Kartoffel. Starrbild bei P-Mangel. Reduzierter Stoffwechsel. Passive Immunität gegen Krautfäule. Nach Schaffnit.

Spaltöffnungen (die Spaltöffnungen und ihre Regulationen sind die feinsten Registratoren pflanzlicher Gesundheit) und reduziert den Stoffwechsel. Diese Betriebseinschränkung ermöglicht das Weiterleben, meist über die Lebensdauer gesunder Altersgenossinnen hinaus, die Einführung von Rohmaterial (Kohlensäure) durch die Spaltöffnungen unterbleibt, da der Wasserverbrauch durch Spaltenschluß gedrosselt werden muß. Die Infektion durch die Spalten ist den Pilzen weitgehend verwehrt, vielleicht schafft auch der kolloide erstarrende Zustand des Plasmas erschwerte Infektionsbedingungen für die „Hydratur der Pilze".

Schaffnit und Volk[2]) geben den von ihnen erhaltenen Bildern eine mechanistische Deutung. Sie schreiben: „Dafür aber, daß der Wasserumlauf verschieden ernährter Pflanzen vielleicht verschieden ist, würde der Umstand sprechen, daß bei Kalimangel der Anteil der großen Wasserleitungsbahnen an der Gesamtquerschnittfläche sehr viel größer ist als bei den Phosphorsäuremangel- und be-

[1]) Krüger, W., und Wimmer, G., Über nichtparasitäre Krankheiten der Zuckerrübe. Anhalt. Versuchsst. Bernburg, 1927, Mitt. 65, S. 199, 201 u. 202.

[2]) Schaffnit, E., und Volk, A., Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Physiologie verschieden ernährter Pflanzen. Landw. Jahrb. 1928, Bd. 67, S. 323.

sonders den Stickstoffmangelpflanzen. Darf man aus diesen einen auf Kalimangel bedingten größeren Konsum an Wasser schließen, so würde auch dieser Umstand zur Klärung des meist schlaffen Habitusbildes der Kalimangelpflanzen heranzuziehen sein." Es wurde oben schon darauf hingewiesen, daß die feinsten Registratoren die Regulationsbewegungen der Spaltöffnungen sind. Die extremen Fälle ergeben sich natürlich nur bei extremen Einwirkungen. Ist der Phosphorsäuremangel weniger empfindlich, dann kommen die Bilder weniger scharf heraus, aber die Grundlinien der Erscheinungen bleiben erhalten. Die Infektionsgefahren in Mangelkulturen haben Schaffnit und Volk[1]) geprüft. „Die geringe Krankheitsanfälligkeit bei Stickstoff- und Phosphorsäuremangelpflanzen, starke Empfänglichkeit für Parasitenbefall bei den mit Stickstoff überernährten Pflanzen, sowie bei den Kalimangelpflanzen erfährt eine Änderung bei einer Gruppe von Krankheitserregern, welche für ihre Ausbreitung ein bestimmtes fortgeschrittenes Entwicklungsstadium ihrer Wirtspflanze voraussetzen. Erfolgt die Infektion mit diesen Parasiten im Jugendstadium der Pflanzen, so tritt eine Umkehrung der Reihenfolge bezüglich der Empfänglichkeit ein. Als Vertreter dieser Pilzgruppe haben in erster Linie die untersuchten Peronosporaceen *Phytophthora infestans*, der Erreger der Krautfäule der Kartoffel, und *Plasmopara viticola*, der Erreger des falschen Mehltaus der Rebe zu gelten. Bei frühzeitiger Infektion der verschieden ernährten Kartoffelpflanzen erkrankten die Stickstoffmangel- sowie Phosphor- und Kaliüberschußpflanzen am heftigsten, dann folgen die normal ernährten Pflanzen. Die Stickstoffüberschußpflanzen wurden zur gleichen Zeit in demselben Ausmaß nur in den unteren Partien befallen. Auf den Phosphorsäuremangelpflanzen war der Befall nur sehr gering. Eine genaue Beurteilung der Anfälligkeit der Kalimangelpflanzen war nicht möglich, da hier bereits die unteren Blätter ganz oder teilweise durch Kalimangel unter den genannten Nekroseerscheinungen abgestorben waren. Eine spätere Infektion mit *Phytophthora infestans* bewies jedoch, daß die Resistenz der Stickstoffüberschußpflanzen nur eine scheinbare war. Die mit Stickstoff überernährten Pflanzen wurden von dem Pilz ebenfalls vollkommen befallen und starben ab. Nur bei den Phosphorsäuremangelpflanzen kann man auf Grund der Endergebnisse auf eine erhöhte Resistenz gegenüber den Parasiten schließen. Die gleiche Reihenfolge im Befall ergab sich für Reben und *Plasmopara viticola*, den Erreger des falschen Mehltaus." Weiterhin berichten Schaffnit und Volk[2]) über Pflanzenernährung und Krankheitsanfälligkeit bei verschiedenen Arten. „Eine letzte Besichtigung Mitte November ergab, daß der Pflanzenbestand fast sämtlicher Gefäße vollständig dem Mehltau zum Opfer gefallen war. Nur die Stickstoff- und Phosphormangelgefäße wiesen noch wenige grüne Teile auf. Weitgehend widerstandsfähig sind immer die ausgesprochenen Phosphor- und Stickstoffmangelpflanzen, mit Ausnahme der Stickstoffmangelpflanzen (Kartoffel) gegenüber *Phytophthora*. — Einschränkend zu bemerken ist außerdem, daß sich auch hier je nach dem

[1]) Schaffnit, E., und Volk, A., Ref. von Schaarschmidt, W., in Ernährung d. Pflanze, 1930, Bd. 26, S. 266.

[2]) Schaffnit, E., und Volk, A., Über den Einfluß der Ernährung auf die Empfänglichkeit der Pflanzen für Parasiten. Forsch. auf d. Gebiete der Pflanzenkr. u. d. Immun. i. Pflanzenreich, 1927, Heft 3, S. 15 u. 36.

Empfänglichkeitsgrad der Versuchssorte die Verhältnisse verschieben. Die erhöhte Resistenz der Stickstoff- und Phosphorsäuremangelpflanzen nimmt mit dem Ansteigen dieser Nährstoffe ab, während die Anfälligkeit der Kalimangelpflanzen durch gesteigerte Kaligaben nicht verändert wird."

Die Regulationen der Spaltöffnungen, ihre vitale Sensibilität und ihr Defektwerden führen zu Welkebildern und zu ihrem Gegenteil zu den Starrbildern, die zugrunde gehen, wenn das Regulationssystem durchbrochen ist, weil ihr Welken dann (wenigstens bei der Kartoffel) nicht mehr reversibel ist, sondern mehr einem „Verhutzeln" gleicht.

Bei dem Komplex „Mangelkultur und Anfälligkeit" verlangt noch ein Gesichtspunkt Beachtung. Es ist dies die Frage der Regenerationskräfte. Hier ist überall die Regel geltend, daß eine harmonisch ernährte Pflanze erlittene Schäden leichter wieder wettmachen kann. Diese Gesichtspunkte müssen von den vorher erwähnten Erscheinungen scharf getrennt werden. Wenn z. B. die durch die Rübenwanze geschädigten Pflanzen am Ende der Vegetationsperiode dort besser abschneiden, wo mit Phosphorsäure gedüngt wurde, so kann daraus nicht ein direktes Rezept abgeleitet werden, wie schon Thielebein und Bremer[1]) hervorgehoben haben, sondern die Bekämpfung muß auf die Rübenwanze selbst angesetzt werden.

Ein sekundärer Phosphorsäuremangel würde entstehen, wenn die Voraussetzungen zutreffen, welche M. v. Wrangell unter der Bezeichnung Kalk-Phosphorsäurefaktor folgendermaßen formuliert hat:[2]) „Die kalkliebenden Pflanzen sind imstande, die Phosphorsäure aus schwer löslichen Kalkphosphaten (Rohphosphaten, Trikalziumphosphat) auch bei schwach alkalischer Reaktion aufzunehmen. Gegenwart von alkalischen oder physiologisch alkalischen Kalksalzen in mäßiger Menge verhindert in Anbetracht des hohen Kalkkonsums dieser Pflanzen nicht die Ausnutzung der Kalkphosphate. Eine andere Pflanzengruppe — in erster Linie die Getreidearten — verwertet schwerlösliche Kalkphosphate nur mit Hilfe physiologisch saurer Nebendüngung oder saurer Bodenreaktion. Bei alkalischer Nebendüngung und Gegenwart von Kalk hört die saure Reaktion und damit auch die Wirkung der Kalkphosphate völlig auf."

Stickstoffmangel

Der Stoff, dessen gesteigerte Zufuhr gesteigerte Pflanzenproduktion am augenfälligsten erzeugt, zeigt in Mangeldosierungen wenig akute Störungen. Stoff- und Kraftwechsel werden eingehend reduziert. Auch der Wasserwechsel wird eingeschränkt, die Pflanzen nehmen leichte Starrtracht an. Aber der Stoffwechsel erfährt keine pathologische Abdrehung stärkerer Form, abgesehen von Etappenverschiebungen im Eiweißstoffwechsel, er läuft nur in verengten Bahnen. Die Energieerzeugung durch Atmung wird dem Bedarfsrückgang entsprechend eingeschränkt. Es ist interessant, die Atmungsgrößen bei verschiedenen Mangel-

---

[1]) Thielebein und Bremer, Erhöhte Wirkung von Insektenschäden an Zuckerrüben bei Phosphorsäuremangel. Das Superphosphat 1931, Bd. 7, S. 42.

[2]) Wrangell, v. M., Gesetzmäßigkeiten bei der Phosphorsäureernährung der Pflanze. Landw. Jahrb. 1923, Bd. 57, S. 48.

kulturen zu verfolgen. Nach Untersuchungen von Gregory und Richards[1]) bewegt sich die Energieerzeugung bei der Gerste auf folgender Basis.

	Atmung	Assimilation	
		geringe Lichtintensität	hohe Lichtintensität
Volldüngung	normal	nicht beeinflußt vom Alter der Pflanze	Fallend mit dem Alter der Pflanze
Stickstoffmangel . . .	unter normal	normal, nicht beeinflußt vom Alter der Pflanze	unter normal, fallend mit dem Alter der Pflanze
Phosphorsäuremangel.	normal	etwas über normal, fallend mit dem Alter der Pflanze	etwas über normal, fallend mit dem Alter der Pflanze
Kalimangel	über normal	unter normal	unter normal

Der Kalimangel führt zu einer Steigerung der Atmung wohl in Form einer Überkompensation. Die Stickstoffmangelversuche von Boussingault haben ein historisches Interesse. Boussingault[2]) hat bei *Helianthus argophyllus* ohne Stickstoffnahrung in 77 Tagen das 4,6 fache Trockengewicht des Samens erreicht, während diese Pflanze unter den gleichen Bedingungen, aber mit Zugabe von Salpeter kultiviert, 188 mal soviel Trockensubstanz aufzuweisen hatte als der Samen.

Die äußeren Symptome des Stickstoffmangels bestehen häufig in einer starken pathologischen Anthozyanbildung (Suzuki[3]), Schaffnit und Volk[4]), namentlich am Stengel (Nobbe).[5]) Die rötliche Tönung von Lupinen auf Ödland bei Hemmung der Knöllchenbakterien und die rötliche Tönung der Honiggrashorste auf Waldblößen kann mit Stickstoffhunger in Verbindung gebracht werden. Ihre Stickstoffmangelversuche beschrieben Hellriegel und Wilfarth[6]) wie folgt: „Der Nährstoffmangel oder der Hungerzustand, in spec. der absolute Stickstoffhunger, thut sich in der Weise charakteristisch kund, daß die Pflanze nach Verbrauch der Reservestoffe des Samens (es ist dies in der Regel die Zeit, wo sie mit der Bildung des dritten Blattes beschäftigt ist) nicht abstirbt, sondern weiter vegetiert (und zwar ungefähr ebenso lange, wie normal ernährte Pflanzen), und alle Organe bis zur Frucht, wenn auch in zwerghafter Form, entwickelt,

[1]) Gregory, F. G., und Richards, F. J., The effect of manual deficiency on the respiration and assimilation rate in barley. Ann. of Bot. 1929, Vol. 43, Ref. in Ernähr. d. Pflanze 1930, Bd. 26, S. 329.

[2]) Boussingault, Agronomie etc. 1860, Bd. 1, S. 233.

[3]) Suzuki, On the formation of anthokyan in the stalk of barley. Bull. Agric. Coll. Tokyo, 1906—1908, Bd. 7, S. 29, Ref. in Justs Bot. Jahresber. 1907, Bd. 35, S. 905.

[4]) Schaffnit, E., und Volk, A., Über den Einfluß der Ernährung auf die Empfänglichkeit der Pflanzen für Parasiten. Forsch. a. d. Gebiete der Pflanzenkr. u. Immun. i. Pflanzenreich, 1927, Heft 3, S. 39.

[5]) Döbner-Nobbe, Botanik für Forstmänner. 4. Aufl. S. 315.

[6]) Hellriegel, H., und Wilfarth, H., Stickstoffnahrung der Gramineen und Leguminosen. Zeitschr. d. Ver. f. d. Zuckerrübenind. im Deutschen Reich. Beil. November 1888, S. 201.

aber dabei nicht wirklich produziert, sondern jedes neuentstehende Organ immer auf Kosten des ältesten Blattes entwickelt, das sie zu diesem Zwecke ausschöpft und vertrocknen läßt." Bei der Verzwergung von Pflanzen auf sandigen Böden (Nanismus) spielt nach Möller[1]) der Mangel an Stickstoff die Hauptrolle. Im Verhältnis zur Gesamtproduktion erscheint die Wurzelmasse überkompensiert („Nährstoff-Etiolement").

Mit dem Stickstoffumsatz solcher Pflanzen, die sich im Stickstoffhunger befinden, befaßt sich eine Arbeit von Engel[2]). „Die erhaltenen Ergebnisse stützen wesentlich die von Prianischnikow[3]) und Mothes[4]) aufgestellten Thesen über den Stickstoff-Stoffwechsel grüner Pflanzenteile. Es zeigt sich, daß bei Stickstoffmangel der Eiweißvorrat der älteren Blätter eines Sprosses aufgebraucht wird zugunsten der Ernährung der jüngeren, wobei jene allmählich vergilben und absterben. Jedoch sind die Produkte dieses Eiweißabbaues je nach dem Kohlehydratvorrat verschieden. Ist Mangel an Atmungsmaterial gegeben, so werden die Eiweiße oxydativ abgebaut und Ammoniak oder dessen Entgiftungsprodukt, das Asparagin, treten in Erscheinung. Sind infolge genügender Photosynthese Kohlehydrate vorhanden, dann kann der Eiweißabbau nur bis zu den Aminosäuren verfolgt werden, die als solche die alten Blätter verlassen. Es zeigt sich auch, daß infolge des verschiedenen Kohlehydrathaushaltes junge Blätter und Wurzeln sich gegenüber dem löslichen Stickstoff verschieden verhalten, indem diese meist mehr Asparagin aufweisen. Kommt es nun durch nachträgliche Stickstoffgabe zu neuer Eiweißsynthese, so zeigen auch alte Blätter wieder eine Proteinzunahme. Sie hatten also die Fähigkeit der Eiweißsynthese keineswegs eingebüßt, wie es von anderen Forschern bei extremem Eiweißentzug beobachtet worden war (Abb. 27). Diese Untersuchungen stützen die Theorie, daß das Asparagin bzw. allgemein die Amide im pflanzlichen Organismus die Rolle eines Ammoniakentgifters spielen, wobei es gleichgültig ist, ob dieses Ammoniak aus der Nährlösung aufgenommen oder intermediär im Stoffwechsel durch oxydativen Eiweißabbau gebildet worden ist. Petermann[5]) hat 1890 die gleiche Erscheinung beobachtet. Die morphologische Ausbildung steht unter dem Einfluß des Ernährungssystems derart, daß die Pfahlwurzel einer Rübe, die Stickstoffhunger hat, sich mehr und mehr verlängert. Godlewski[6]) fand ebenfalls, daß von der Gesamttrockensubstanz der Pflanze das Wurzelgewicht die höchsten Werte in stickstoffreien zuckerhaltigen Nährlösungen erreicht.

---

[1]) Möller, H., Beiträge zur Kenntnis der Verzwergung (Nanismus). Landw. Jahrb. 1884, Bd. 13, S. 167.

[2]) Engel, H., Beiträge zur Kenntnis des Stickstoffumsatzes grüner Pflanzen. Planta, 1929, Bd. 7, S. 133.

[3]) Prianischnikow, D., Das Ammoniak als Anfangs- und Endprodukt des Stickstoffumsatzes in den Pflanzen. Landw. Vers. Stat. 1922, Bd. 99, S. 267.

[4]) Mothes, K., Die Bedeutung der Säureamide für den Stoffwechsel der höheren Pflanze. Planta 1926, Bd. 1, S. 317.

[5]) Petermann, A., Untersuchungen über die chemischen und physiologischen Vorgänge in der Zuckerrübe. Ref. in Justs Bot. Jahresber. 1890, I S. 55.

[6]) Godlewski, E., Zur Kenntnis der Eiweißbildung in den Pflanzen. Krakau 1903, S. 347.

Die Beeinflussung der Blütenfarben bei Stickstoffhunger und Stickstoffdüngung ist keine große. Wie M. v. Wrangell und v. Bronsart[1]) gezeigt haben, ist die größere Farbenpracht der stickstoffreich erwachsenen Blüten in erster Linie durch Kontrastwirkung zu erklären. Die „Leuchtkraft" der Blüten ist weitgehend von der anatomischen Beschaffenheit der Blütenblätter abhängig. Reincke[2]) hat die Symptome des Stickstoffhungers bei der gelben Lupine nach Überwindung der Kalkchlorose beschrieben. Danach erscheinen wenige Tage nach der Überwindung der Chlorose zarte rote Streifen an den Blattstielen. Gleichaltrige nicht an der Chlorose erkrankte Pflanzen können dieses Merkmal gleichzeitig, manchmal auch einige Tage früher, aufweisen. Stets ist der Zeitpunkt etwa durch das Erscheinen des zehnten Blattes bestimmt. Um diese Zeit ist bei gesunden Lupinen meist das Hungerstadium beendet und das während dieser Zeit matt gewordene Grün der Blätter beginnt sich wieder aufzufrischen. Statt dieses Ergrünens treten bei den Kalklupinen „chlorotische" Erscheinungen auf, die sich aber von dem typischen Bild der echten Chlorose deutlich unterscheiden. Im matten Grün der Blätter erscheinen hellere, gelblichgrüne, nicht scharf abgegrenzte Flecken. Hierbei sind im Gegensatz zur eigentlichen Chlorose die älteren Blätter am meisten betroffen und nähern sich bei der Fortdauer der Krankheit infolge immer stärkerer Ausbreitung der Flecke einem gleichmäßigen Gelbgrün. Die jüngeren Blätter sind hellgrün und bleiben in der Mittelader zusammengefaltet. Sie sind dicht mit Haaren bestanden, die ihnen einen hellen Silberglanz verleihen. Die Blattstiele stehen etwas aufrechter am Stengel, als die gesunder Pflanzen. Gleichzeitig mit all diesen Erscheinungen greift der rote Farbstoff von den älteren Teilen der Pflanze ausgehend immer weiter um sich,

Abb. 27. Nährstoff-Mangelerscheinungen an Rieslingblättern. Nach Kotte.
a Volldüngung b Stickstoffmangel,
c Kalimangel d Phosphorsäuremangel.

[1]) Wrangell, v. M., und Bronsart, v. H., Blütenfärbung und Stickstoffdüngung. Die Naturwiss. 1928, Bd. 16, S. 171.

[2]) Reincke, R., Die Kalkempfindlichkeit der gelben Lupine und der Anteil der Knöllchenbakterien an der Erkrankung. Diss. Breslau 1927.

beginnend am Hauptstengel und den Blattstielen, fortschreitend um den Rand der Blättchen und sich dann fleckenartig über das ganze Blatt ausdehnend. Nur die älteren Blätter werden stark anthozyanrot, während sich das Blattgewebe stark aufschwemmt.

Schwefelmangel

Da der Schwefel zur Eiweißbildung notwendig ist, gehört er zu den unentbehrlichen Elementen der Pflanze. Nobbe[1]) zog Pflanzen in Nährlösung ohne Schwefelsäure. Die Mangelerscheinungen waren nicht so deutlich wie bei Phosphorsäurekarenz, doch erreichten die Versuchspflänzchen kaum die Hälfte der normalen Höhe, die geringer entwickelten Blattflächen waren von gelbgrüner Farbe. Die Stärke war kleinkörnig, die Fruchtbildung war mangelhaft.

Im Ausland ist die Meinung, daß die Schwefelnahrung unserer Kulturpflanzen weithin unzureichend sei, sehr verbreitet, vielerorts wird mit reinem Schwefel gedüngt, namentlich in Alkaligebieten. Doch handelt es sich meist um sekundäre Wirkungen (Bodenreaktion, Mikroflora), die nicht in das hier behandelte Gebiet der Stoffwechselpathologie fallen. Bei Düngung mit Sulfaten handelt es sich zugleich um eine Anionenwirkung. Den Sulfaten kommt im Getriebe der Permeabilität und der kolloidchemischen Vorgänge in der Pflanze eine große Bedeutung zu. Es kann hier auf diesen Gesichtspunkt nur kurz eingegangen werden, der besonders durch Boas[2]) beleuchtet wurde. Der Mangel an Sulfationen hat zum mindesten für gewisse Arten eine große physiologische und pathologische Bedeutung. F. Boas[3]) beobachtete, daß Mohnpflanzen auf der Sulfatparzelle viel eher blühten als auf den Chlor- und Nitratparzellen. „Sulfat bewirkt in der Zelle eine Mobilisierung der Kohlehydrate." „Die dehydrisierenden Anionen (SO_4) bedingen eine Mehrleistung der Pflanze."

Eisenmangel

Primärer Eisenmangel ist selten und kommt praktisch nur für *ferrophile* Arten in Frage. Dagegen ist sekundärer Eisenmangel häufig. Überaus verbreitete Erscheinungen sind die Symptome sekundären Eisenmangels, wenn Kulturpflanzen auf ein Substrat gebracht werden, das ihrer physiologischen Organisation nicht gerecht werden kann. Am häufigsten treten Eisenmangelerscheinungen in Form von Chlorosen bei säureliebenden Pflanzen auf, welche sich nach des Menschen Willen auf alkalische Böden umstellen sollen. Und selbst hier handelt es sich weniger um einen Eisenmangel in den Pflanzen, sondern um eine Festlegung und um erschwerte Wanderungsmöglichkeiten des Eisens in der Pflanze. Man müßte in diesen Fällen eigentlich von einem tertiären Eisenmangel sprechen. Das Eisen diosmiert sehr schwer, es sind sogar Fälle von Chlorosen bekannt geworden, bei denen der absolute Eisengehalt in den Blättern sich größer erwies, als der Eisengehalt vollgrüner Vergleichsproben. Beispielsweise fand E. Schulze bei einem Vergleich der Aschenzusammensetzung von gelbsüchtigen mit ge-

[1]) Döbner-Nobbe, Botanik für Forstmänner. 4. Aufl. S. 317.
[2]) Boas, F., Das phyletische Anionenphänomen. Jena 1929.
[3]) Boas, F., Die Pflanze als kolloides System. Naturw. und Landwirtsch. 1928, Heft 14, S. 110.

sunden Österreicher Reben, bei ersteren 1,58%, bei letzteren 1,26% Eisenoxyd.

Das Eisen nimmt an der Bildung des Blattfarbstoffes teil, ohne selbst in den Molekülkomplex des Chlorophylls einzutreten. In den Fällen, in denen Eisen zur Verfügung steht, in denen aber dennoch die Chlorophyllbildung unterbleibt, müssen also weitere Komplikationen vorliegen. Bei der Heilung der Erscheinung genügte vielfach die Zufuhr von Eisensalzen *per radices* und *per folia* und das war der Grund, warum man in den Erscheinungen immer wieder eine bloße Eisenfrage sah. In Wirklichkeit half der Säurebestandteil an der Heilung mit. Schon Sachs hat durch ein Bestreichen von chlorotischen Blättchen mit sehr verdünnter Schwefelsäure eine Wiederergrünung hervorrufen können. Kappen und Zapfe[1]) haben eine volle Ergrünung kalkchlorotischer Lupinenpflänzchen dadurch erzielt, daß sie die Pflänzchen in eine 0,1%ige Eisenchloridlösung stellten. Merkenschlager[2]) wiederholte dieses Experiment mit dem gleichen Erfolg, erzielte aber denselben Effekt (Abb. 28), als er die Pflänzchen in eine 0,2%ige Glyzerinlösung setzte. Das Glyzerin, das für Pflanzen eine brauchbare C-Quelle darstellt, brachte den in Unordnung geratenen Stoffwechsel wieder so ins Gleis, daß das in den chlorotischen Pflanzen funktionsuntüchtig gewordene Eisen wieder in Bewegung gebracht wurde. In eisenfreier Nährlösung wurden Lupinen später chlorotisch als gleichalterige auf Kalkböden (Merkenschlager). Scholz[3]) kehrt neuerdings wieder zur alten Antwort zurück. Die Lupinenchlorose ist nichts anderes „als eine echte Eisenchlorose". Der Eisenvorrat des Samens hält lange nach. Nach Knop[4]) genügt der Eisengehalt einer Eichel — um das Extrem zu nehmen — ein bis zwei Jahre zum Wachstum der jungen Pflanze, und nach Molisch ist es wohl schwer in kurzer Zeit chlorotische Bohnenpflanzen zu erhalten, weil der Eisengehalt des Bohnensamens lange nachhält. Bereits Molisch[5]) hatte auf die Schwierigkeit hingewiesen, chlorotische Demonstrationsbilder in eisenfreier Lösung zu erzielen.

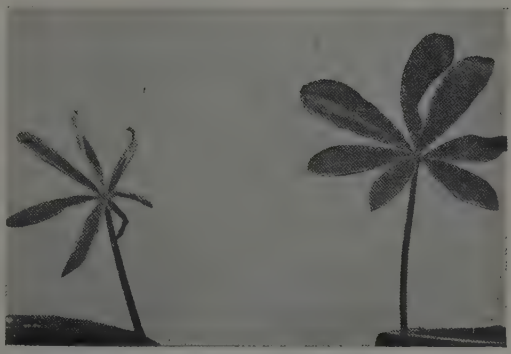


Abb. 28. Rechts ein mit 0,75%iger $FeCl_3$-Lösung bestrichenes Blatt. Links das gegenständige Blatt als Kontrollorgan. Nach Boas und Merkenschlager.

[1]) Kappen, H., und Zapfe, Die Azidität der Pflanzensäfte unter dem Einfluß einer Kalkdüngung. Landw. Versuchsst. 1919, Bd. 93, S. 146.

[2]) Merkenschlager, F., Zur Frage der Kalkempfindlichkeit der Lupine. Fühlings Landw. Ztg. 1921, Bd. 70, S. 21.

[3]) Scholz, W., Bisherige Forschungsergebnisse betreffend die Chlorose der gelben Lupine in ihrer Beziehung zum Eisen. Zeitschr. f. Pflanzenern. u. Düngung, 1932, Teil A, Bd. 25, S. 287.

[4]) Knop, Berichte d. königl. sächs. Ges. d. Wiss. 1869.

[5]) Molisch, H., Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. Fischer, Jena 1916, S. 8.

Die Menge des Eisens fällt weniger ins Gewicht als seine Flotthaltung. Ähnliche Beobachtungen hat die Humanmedizin in bezug auf die Bleichsucht zu verzeichnen.

Anders liegen die Dinge bei den ausgesprochen ferrophilen Arten. Zu diesen gehört nach Oswald Richter der Reis und nach Klinkowski der Hafer. „Es zeigt sich also, daß das Bedürfnis des Reises für in der Nährlösung gebotenes Eisen, das anderer Kulturpflanzen weit übertrifft. Reis ist also in der Tat ferrophil" (Richter).[1]) Der Hafer steht ernährungsphysiologisch der Reispflanze nahe, Reis und Hafer sind Pflanzen feuchter Gründe, sind ferrophil und manganophil (Klinkowski).[2]) Für die Dörrfleckenkrankheit scheinen diese Befunde nicht ohne Bedeutung zu sein.

Der sekundäre Eisenmangel von Pflanzen auf Kalkböden hat schon frühzeitig Deutungen erfahren. Luedecke[3]) hat darüber folgende Ansicht entwickelt: Der Kalkboden enthält alkalisch reagierendes Wasser, bei Zusatz eines Eisensalzes würde das Eisen ausgefällt, die Pflanzen könnten Eisen nur in aufgelöster Form aufnehmen. Da jedoch das alkalische Wasser die Lösung des Eisens verhindert, würden die Pflanzen Mangel daran leiden. In ähnlicher Weise wie Luedecke erklärt Molisch[4]) die Chlorose auf Kalkböden. Das Eisen ist zwar im Boden vorhanden, aber in einer ungelösten Form. Enthält ein Boden zu viel Kalk, so kann er dadurch unter gewissen Verhältnissen stärker alkalisch werden, und das Eisen bleibt infolgedessen ungelöst. An Hausmauern beobachtete ich oft, bei Spalierbäumen der Birne und des Pfirsichs Chlorose. Hier dürfte der Mörtel, der im Boden befindlichen Mauer, an welcher die Wurzeln des Baumes vorbeistreichen, den Boden alkalisch machen.

Andere Forscher bringen den sekundären Eisenmangel mit der Neutralisation der Wurzelsäuren zusammen. Bei übermäßig hohem Kalkgehalt sind die Pflanzen nicht imstande die Oxyde des Eisens zu lösen, weil die Exkretion ihrer Wurzeln der freien organischen und mineralischen Säuren beraubt ist. Das absorbierte Kalzium wird zum Teil durch die Wurzel in Gestalt des Karbonates ausgeschieden, das Eisen findet sich also unlöslich gemacht an den Orten selbst, wo es absorbiert werden soll. — Wenn die amerikanischen Reben in den Kalkböden chlorotisch werden, so geschieht dies deshalb, weil die Wurzelausscheidungen nicht sauer genug sind.[5])

Daß die Wurzeln infolge der Neutralisation ihrer Ausscheidungen durch den kohlensauren Kalk des Bodens, Hunger an Phosphorsäure und Eisen leiden, ist

---

[1]) Richter, O., Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Kulturgräser. Fortschr. d. Landw. 1926, Bd. 1, S. 638.

[2]) Klinkowski, M., Fichtelgebirgshafer und v. Lochows Gelbhafer. Angew. Botanik, 1929, Bd. 11, S. 188.

[3]) Luedecke, Über das Gelbwerden der Weinstöcke. Zeitschr. f. d. Landw. Ver. Großh. Hessen, 1892, Nr. 41.

[4]) Molisch, H., Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. Fischer, Jena 1916, S. 8.

[5]) Mazé, P., Ruot, M., und Lemoigne, M., Kalkchlorose der grünen Pflanze. Rolle der Exkretionen der Wurzeln bei der Absorption des Eisens der Kalkböden. Compt. rend. de l'acad. des Sciences, 1913, Tome 157, S. 495, Ref. in Biedermanns Zentralbl. 1915, Bd. 44, S. 104.

auch die Ansicht von Oscar Loew.[1]) Andere Forscher fanden Beziehungen zwischen Chlorose auf Kalkböden und der Durchlüftung dieser Böden.

Molz[2]) bringt viele Fälle von Kalkchlorose im Weinbau mit Mangel an Bodendurchlüftung in Verbindung. Neuerdings macht auch Mevius[3]) auf die Bedeutung der Wurzelatmung für das Zustandekommen chlorotischer Krankheitsbilder aufmerksam.

In einer vollständigen Nährlösung lassen sich auch in Gegenwart von großen $CaCO_3$-Mengen noch chlorosefreie Pflanzen von *Lupinus luteus* und *angustifolius* ziehen; vorausgesetzt, daß die Kultur sehr häufig stark durchlüftet wird. Schlechte Bodendurchlüftung muß also zu „Kalkchlorose" in Kalkböden führen.

Abb. 29. Gelbe Lupine, in kalkhaltigem Boden wachsend.
Unbehandelt — Bespritzt (bepinselt) mit einer Lösung von $FeSO_4$ — $FeCl_3$ — $FePO_4$ — Ferritartrat — $MnSO_4$
Nach Hiltner.

Fehlen aber die meisten Nährsalze, so läßt sich bei derselben Eisenquelle und in Gegenwart derselben $CaCO_3$-Mengen auch in durchlüfteten Kulturen keine chlorosefreie Pflanze züchten.

Die Heilung der Eisenchlorose wurde schon frühzeitig angestrebt. Bekannt geworden sind die für ihre Zeit kühn gedachten Versuche und Erfolge von Gris, Vater und Sohn[4]), welche bleichsüchtige Blätter durch Bestreichung mit Eisensalzlösungen zum Wiederergrünen brachten. Später hat L. Hiltner[5]) durch

[1]) Loew, O., Über die Bedeutung des Kalkes für die Ernährung der Pflanzen, Tiere und Menschen. Naturwiss. Zeitschr. f. Land- u. Forstwirt. 1918, Bd. 16, S. 326.

[2]) Molz, E., Chlorose der Reben. Gustav Fischer, Jena 1907, S. 70.

[3]) Mevius, W., Kalzium-Ion und Wurzelwachstum. Jahrb. f. wiss. Bot. 1927, Bd. 66, S. 238.

[4]) Gris, A., Annales Sc. Nat. 1857, 6. ser. VII. S. 201.
Gris, L., De l'action des composés ferrugineux sur la végétation. Paris 1843.

[5]) Hiltner, L., Über die Kalkempfindlichkeit verschiedener Lupinen und anderer Pflanzenarten. Prakt. Bl. f. Pflanzenb. u. Pflanzensch. 1915, Bd. 13, S. 54.

Bespritzen kalkchlorotischer Lupinen mit einer Lösung von 0,5—1 % Eisenvitriol eine Heilung und Wiederergrünung erzielt. Wirkungslos blieb das Eisensacharat, auch ein Beweis dafür, daß es sich beim Erfolg um eine kombinierte Säure- und Eisenwirkung handelt.

Chlormangel

Das Chlor ist nicht ein Nährstoff im eigentlichen Sinne, obwohl es in bedeutenden Mengen in den Pflanzen vorkommt. Keine einzige Beziehung des Chlors führt tiefer ins organische Stoffwechselgeschehen. Dennoch kann es antagonistisch und ausgleichend wirken. In der einen Salzlösung tritt seine Bedeutung zurück, in der anderen gewinnt es eine überragende, regulatorische Bedeutung. Daß die Halophyten weitgehend auf das Vorhandensein dieses Elementes eingestellt sind und daß der plötzliche Entzug des Elementes schwere Umstellungen bedeuten müßte, zeigen die Erfahrungen der Ökologie. Knop und Dworzak[1]) hatten 1875 das Chlor als entbehrliches Element bezeichnet. Dagegen fanden Nobbe und Siegert[2]) bei voller Chlorentziehung ungünstige Symptome beim Buchweizen. Die chlorfreien Pflanzen blieben noch vor der Fruchtbildung stehen, ihre Blätter waren mit Stärke angeschoppt, die Stengel knollig aufgetrieben. Die Blätter rollten sich nach unten ein und wurden brüchig. Farsky berichtete über schädliche Einflüsse einer chlorfreien Kultur bei Avena[3]) und Aschoff[4]) bei *Phaseolus* und Mais. Später haben Untersuchungen von A. Mayer[5]) selbst für den Buchweizen gezeigt, daß die Gegenwart von Chlorionen im Nährsalzgemisch durchaus keine allgemeine Notwendigkeit genannt werden kann, aber die Hemmung des Stärketransportes bei Chlorkarenz beobachtete auch dieser Autor. (Abb. 30.)

Im Jahre 1916 kamen Pfeiffer und Simmermacher[6]) zu folgendem Ergebnis: Das Chlor gehört zu den für viele Pflanzen unentbehrlichen Nährstoffen. Die Buchweizenpflanze hat nur ein sehr geringes Chlorbedürfnis. Eine größere

---

[1]) Knop und Dworzak, Berichte d. Sächs. Ges. Leipzig 1875.
Knop, Kreislauf des Stoffes, 1868, S. 615.

[2]) Nobbe, F. und Siegert, Th., Über das Chlor als spezifischen Nährstoff der Buchweizenpflanze. Landw. Versuchsst. 1862, Bd. 4, S. 318 u. 1863, Bd. 5, S. 116.
Nobbe, F. und Siegert, Th., Beiträge zur Pflanzencultur in wäßrigen Nährstofflösungen. Landw. Versuchsst. 1864, Bd. 6, S. 108.
Nobbe, F., Über die physiologische Funktion des Chlors in der Pflanze. Landw. Versuchsst. 1865, Bd. 7, S. 371.
Nobbe, F., Schroeder, J. und Erdmann, R., Über die organische Leistung des Kaliums in der Pflanze. Landw. Versuchsst. 1871, Bd. 13, S. 398.
Beyer, U., Bericht über die im Sommer 1867 an der Versuchs-Station Regenwalde ausgeführten Wasserculturversuche. Landw. Versuchsst. 1869, Bd. 11, S. 262.

[3]) Farsky, F., Resultate zweijähriger Vegetationsversuche in künstlichen Nährstofflösungen und im natürlichen Boden. Abh. der mathem. naturwiss. Kl. d. königl. böhm. Ges. d. Wiss. 1879/80, 6. Folge, Bd. 10. Ref. i. Just's Bot. Jahresber. 1881, Bd. 9, S. 36.

[4]) Aschoff, C., Über die Bedeutung des Chlors in der Pflanze. Landw. Jahrb. 1890, Bd. 19, S. 115.

[5]) Mayer, A., Über das Chlorbedürfnis der Buchweizenpflanze. Journ. f. Landw. 1901, Bd. 49, S. 50.
Mayer, A., Lehrbuch der Agrikultur-Chemie, 1920, Bd. I, S. 280.

[6]) Pfeiffer, Th., und Simmermacher, W., Über die Grenzen des Chlorbedürfnisses der Buchweizenpflanze. Landw. Versuchsst. 1916, Bd. 88, S. 120.

Abb. 30.

In chlorfreier Lösung erzogene Buchweizenpflanze.
Nach Nobbe.

Blühende, in normaler Nährstofflösung erzogene
Buchweizenpflanze. Nach Nobbe.

Menge von Chlorverbindungen übt einen ungünstigen Einfluß auf das Wachstum der Buchweizenpflanze aus.

Damit dürfte die Frage der Chlorbedürftigkeit des Buchweizens auf das richtige Maß zurückgeführt worden sein. Die Frage, ob Chlorionen für die Pflanze wichtig sind als Stabilisatoren und Regulatoren von Nährlösungen und zur Aufrechterhaltung der pflanzlichen Saugkraft, kann nicht generell beantwortet werden und muß von Fall zu Fall entschieden werden.

Oscar Loew hat vorgeschlagen, der Nährsalzmischung generell Spuren von Kochsalz zuzugeben und neuerdings hat auch Rudolfs[1]) beobachtet, daß bei geringer Dosierung von Kochsalz ein Luxurieren eintritt, wobei die Blätter eine extrem dunkle Farbe annehmen, andererseits bei stärkeren Dosierungen die Blätter allmählich braun werden. Auf die Beziehungen der Luzerne, also einer Steppenart, zu Chloriden haben Lomanitz und Schwarz und Klinkowski hingewiesen.

In den Versuchen von Lomanitz[2]) wurde eine günstige Wirkung von Kochsalz auf die Wurzelentwicklung und auf die Ernte festgestellt. „In der Kartoffelphysiologie tritt die Wirkung des SO_4-Ions deutlich in Erscheinung, in der Luzernephysiologie macht sich das Cl-Ion geltend" (Kartoffel-Sulfatpflanze, Luzerne-Chlorpflanze), (Schwarz und Klinkowski[3])).

Natriummangel

Bei Kulturgewächsen, bei denen der Chemismus ihres Mineralstoffwechsels in Richtung auf den Halophytismus organisiert ist, können Fälle von Natriummangel eintreten. Aber auch hier handelt es sich wie beim Chlor um Nebenwirkungen. Zu den semihalophilen Kulturgewächsen gehören unter anderem die *Beta*-Rübe, die Luzerne und der Sellerie. Für alle drei wurden Fälle von Vitalitätserhöhung durch Natriumzufuhr beschrieben (Kleberger[4]), Merkenschlager[5])). In der Praxis des Rübenbaus hat sich oft eine gute Erinnerung an den Chilesalpeter erhalten und im Gartenbau werden alte Rezepte überliefert, Spinat und Sellerie mit Heringslake zu düngen.

Jodmangel

Der Jodstoffwechsel bei Mensch, Tier und Pflanze ist in neuerer Zeit zum Gegenstand zahlreicher Untersuchungen geworden. Stoklasa[6]) hat festgestellt, daß die Halophyten durch Jodgaben sehr gefördert werden im Gegensatz zu Gramineen und Leguminosen. Er tritt deswegen dafür ein, zu Zuckerrüben als

---

[1]) Rudolfs, W., Influence of sodium-chloride upon the physiological changes of living trees. Soil Science, 1919, vol. 8, S. 408.

[2]) Lomanitz, S., A preliminary study of the effects of sodium chloride upon alfalfa grown in solution cultures. Soil Science 1923, Vol. 16, S. 186.

[3]) Schwarz, O., und Klinkowski, M., Kartoffel und Luzerne. Arb. d. B.R.A. 1931, Bd. 19, S. 173.

[4]) Kleberger, W., Grundzüge der Pflanzenernährungslehre und Düngerlehre, II. Teil, Bd. 3, Hannover 1928.

[5]) Merkenschlager, F., Tafeln zur vergleichenden Physiologie und Pathologie der Kulturpflanzen. Schlegel, Berlin 1927.

[6]) Stoklasa, J., Chem. Ztg. 1924, Bd. 48, S. 950.

Dünger möglichst den jodhaltigen Chilesalpeter zu verwenden. Diese Forderung fand Ablehnung und Zustimmung. Neuerdings scheinen die Widersprüche sich aus dem verschieden großen Jodabspaltungsvermögen der Böden zu erklären. Der Ausdruck stammt von v. Fellenberg. Nach dessen Befunden haben die sauren Böden ein hohes Jodabspaltungsvermögen, die alkalischen ein niedriges. (Vollständige Jodliteratur s. Scharrer).[1])

Kieselsäuremangel

Die Zufuhr von Kieselsäure zum Boden kann ertragssteigernd wirken (Lemmermann und Wießmann[2])). Die Wirkung ist wohl eine indirekte. (Aufschließung von Phosphorsäure.) Wl. S. und W. W. Butkewitsch[3]) sehen die physiologische Funktion der Kieselsäure in einer Diffusionsregulierung: „Eine Erhöhung des Elektrolytgehaltes der Lösung durch nichtdiffusible Anionen muß die Aufnahme des diffusiblen Anions durch die Zelle fördern. Man kann demnach annehmen, daß die kolloidale Kieselsäure eine fördernde Wirkung in bezug auf die Aufnahme auch auf die des Anions der Phosphorsäuresalze ausüben kann." Mit akutem Kieselsäuremangel ist praktisch wohl kaum zu rechnen, obwohl Torbjorn Gaarder[4]) die Zufuhr von kolloidaler Kieselsäure zu den dänischen Heideböden ausdrücklich fordert: „Der dänische Heideboden hat freilich einen sehr großen Inhalt von Kieselsäure, aber nur ein ganz kleiner Teil dieser kommt in kolloidalem Zustand vor. Um die Fruchtbarkeit eines solchen Bodens steigern zu können, ist daher eine Zufuhr von kolloidaler Kieselsäure (z. B. als Na-Silikat) nötig."

In künstlichen Nährlösungen entwickeln sich die Gramineen wohl ohne Silizium, aber ihre Epikotyle bleiben glasig und brüchig. Stoklasa hat Kieselsäurekarenz durch mehrere Generationen bei Getreide hindurch verfolgt. Die Kornkonsistenz wurde immer weicher. Es ist möglich, daß Verschiebungen im Verhältnis der Pflanze zur Kieselsäure im Laufe von Generationen Degenerationserscheinungen hervorrufen können. Pflanzengeographisch ist ja die Gruppe der Kieselpflanzen wohl charakterisiert.

Aluminiummangel

Ein akuter Aluminiumbedarf konnte bisher nicht bewiesen werden. Dagegen ist nicht zu leugnen, daß die Pflanzen saurer Mineralböden so weitgehend auf das Aluminium eingestellt sind, daß die Entziehung dieses Elementes das Permeabilitätssystem lockert und schädigt. In das Resorptionssystem der Wurzeln von Pflanzen saurer Mineralböden muß die erstarrende und festigende Wirk-

[1]) Scharrer, K., Chemie u. Biochemie des Jodes. E. Enke, Stuttgart 1928, S. 62.

[2]) Lemmermann, O., und Wießmann, H., Die ertragssteigernde Wirkung der Kieselsäure bei unzureichender Phosphorsäureernährung der Pflanzen. Zeitschr. f. Pflanzenern. u. Düng. 1922, Teil A, Bd. 1, S. 185.

[3]) Wl. S., und Butkewitsch, W. W., Zur Frage nach der Rolle des „Dammanschen Membrangleichgewichts" bei osmotischen Vorgängen. Biochem. Zeitschr. 1925, Bd. 161, S. 478.

[4]) Gaarder, T., Medd. Nr. 14. Fra Vestl. Forstl. vors. S. 114 u. 115.
Siehe auch Hiltner, L., Die Bedeutung der Kieselsäure für die Pflanzenernährung. Prakt. Bl. f. Pflanzenb. u. Pflanzenschutz, 1923, Bd. 1, S. 24.

samkeit des Aluminiumions eingebaut sein. Daß das Aluminium festigend wirkt, das heißt den leicht beweglichen Zustand in einen trägeren überführt, hat Scücs[2]) beobachtet. Merkenschlager[1]) „gerbte" Senfpflänzchen in hochverdünnter Aluminiumsulfatlösung vor und fand eine erhöhte Giftfestigkeit dieser Pflänzchen gegen Zinksulfat.

Am Permeabilitätsmechanismus säureliebender Pflanzen ist das Aluminium auf alle Fälle beteiligt. Im mineralsauren Boden ist stets lösliches Aluminium vorhanden, und es gibt eine Reihe von Forschern, welche die Säurevergiftung mit Aluminiumvergiftung identifizieren (Kappen, Line, Magistad, Blair und Prince, Trénel). Andere Autoren schreiben die Giftwirkung der Aluminiumsalze nicht dem Aluminium, sondern der sauren Reaktion zu.

Stoklasa[3]) fand mehr Aluminium in Hygrophyten als in Xerophyten. Leider werden die Hygrophyten unscharf begrenzt (Stoklasa zählt beispielsweise die Seggen zu ihnen), so daß aus diesen Versuchen nicht hervorgeht, inwieweit das Aluminium in die Wasserbilanzführung eingreift. Es wäre denkbar, daß gerade die Pflanzen mineralsaurer Böden durch das reichlich vorhandene Aluminium gegen hohe Aluminiumaufnahme „gegerbt" werden.

Fälle sekundären Aluminiummangels sind in der Phytopathologie denkbar, aber bisher nach keiner Seite hin spruchreif oder greifbar.

Manganmangel

Die Manganophilie gewisser Kulturarten hat neuerdings in der Behandlungsweise nichtparasitärer Pflanzenkrankheiten große Beachtung gefunden. Schon um die Mitte des vergangenen Jahrhunderts beschäftigten sich einige Forscher, vor allem Fürst zu Salm-Horstmar, mit der Frage, ob Mangan bei der Ernährung der Pflanze eine Rolle spiele.[4]) [5]) Es war dies zu der Zeit, in der unter dem Einfluß der Arbeiten von Liebig, sowie von Wiegmann und Polstorff ein großer Teil der Elemente auf ihre Notwendigkeit für die Pflanzenernährung geprüft wurde. Namentlich ergaben dann die später einsetzenden Wasserkulturversuche die vollständige Entbehrlichkeit des Mangans, wenn auch die Meinung — wie durch Pirchard[6]) — vertreten wurde, daß es in kleinen Mengen allenthalben im Pflanzen- und Tierreich verbreitet sei. So schien die Frage über die Bedeutung des Mangans um die Jahrhundertwende entschieden, als 1902 Oscar Loew und seine japanischen Schüler durch ihre Arbeiten die Manganfrage abermals aufrollten und neu beleuchteten. Sie bezeichneten die Mangansalze auf

[1]) Scücs, J., Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der antagonistischen Ionenwirkungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1913, Bd. 52, S. 85.

[2]) Merkenschlager, F., Sinapis. Eine Kulturpflanze und ein Unkraut. Landw. Jahrb. f. Bayern, 1924, Bd. 14, S. 215.

[3]) Stoklasa, J., Über die Resorption des Aluminium-Ions durch das Wurzelsystem der Pflanzen. Biochem. Zeitschr. 1922, Bd. 128, S. 38.

[4]) Salm-Horstmar, Über Thonerdegehalt der Pflanzen. Journ. f. prakt. Chemie, 1847, Bd. 40, S. 302.

[5]) Aderholdt, A., Über die unorganischen Bestandteile des *Lycopodium chamaecyparissus* und *Lyc. clavatum* und insbesondere deren Thonerdegehalt. Annalen d. Chemie und Pharm., 1852, Bd. 82, S. 111.

[6]) Pirchard, P., Compt. rend. 1898, Bd. 126, S. 1882.

Grund ihrer Versuchsergebnisse als „Reizstoffe" *(Stimulantia)*, durch die das Pflanzenwachstum sehr gefördert werden könne.

An dieser Stelle seien nur einige Arbeiten angeführt, bei denen Hafer als Versuchspflanze diente. Schon bei ihren ersten Versuchen haben O. Loew und seine Schüler bei ihm durch lösliche Mangansalze Ertragssteigerungen bis zu 11% festgestellt.[1]) Bertrand[2]) fand 1906 22,5% Gesamtsteigerung der Ernte bei einer Gabe von 50 kg Mangansulfat auf 1 ha. Salomone[3]) hatte ebenfalls günstige Ergebnisse bei Anwendung von 1 g Mangan-Ion auf 1 qm Bodenfläche. Popp[4]) erzielte mit Manganschlacke und Hiltner und Korff[5]) mit Mangansulfat günstige Ergebnisse. Fast alle diese und andere Forscher betonen, daß ein Überschreiten bestimmter Mengen nicht mehr nützlich, sondern schädlich wirkt. So fand Pfeiffer, daß Mangansulfat bei Gefäßversuchen in geringer Gabe nützte, in größerer Gabe dagegen schädigte, während das unlösliche Mangankarbonat sich umgekehrt verhielt. Auf Freiland blieb Mangansulfat bei seinen Versuchen wirkungslos. Molinari und Ligot[6]) haben keine Ertragsmehrung erreicht, da anscheinend nach ihrer Angabe der angewandte Boden an und für sich schon sehr viel Mangan enthielt. Rhodin[7]) und v. Feilitzen[8]) stellten mit verschiedenen Mangansalzen auf Moorböden, Vageler[9]) mit Sulfat in Wasserkulturen, in Sand und Lehmboden keine, wenn nicht schädliche Wirkungen fest. Auch Pfeiffer[10]) und Mitarbeiter konnten neuerdings im betonten Gegensatz zu Versuchen von L. Hiltner[5]) und Korff keine Wirkungen feststellen, die nicht innerhalb der Fehlergrenze liegen und führen Arbeiten über die Manganfrage von Ehrenberg und Schultze[11]) an, die zu dem Ergebnis kommen, daß bislang einwandfreie Beweise für die Reizwirkung der Manganverbindungen überhaupt noch mangeln.

Die genannten Untersuchungen mußten deshalb widerspruchsvoll ausfallen, weil es im Pflanzenreich keine generelle Manganophilie gibt. Die Beziehungen der Kulturpflanzen zum Mangan sind artspezifisch.

---

[1]) Loew, O., Über Reizmittel des Pflanzenwachstums und deren praktische Anwendung. Landw. Jahrb. 1903, Bd. 32, S. 437.

[2]) Bertrand, G., Emploi du manganèse comme engrais. Journ. d'agric. pratique, 1906, Bd. 70, S. 42.

[3]) Salomone, G., Staz. sper. agrar. ital. 1907, Bd. 40, S. 97.

[4]) Popp, M., Die Manganschlacke als Düngemittel. Fühling's Landw. Zeitg. 1916, Bd. 65, S. 354.

[5]) Hiltner, L., und Korff, G., Über die Wirkung verschiedener Bodenbehandlungsmittel, besonders des Mangansulfates auf das Wachstum des Hafers. Prakt. Bl. f. Pflanzenb. u. Pflanzensch. 1917, Bd. 15, S. 49.

[6]) Molinari und Ligot, Annales de Gembloux 1909, S. 609.

[7]) Rhodin, S., Kungl. Landbr. acad. handlingar och Tidskr. Stockholm 1908, Bd. 47, S. 30.

[8]) Feilitzen, v. H., Kann man auf dem freien Felde einen günstigen Einfluß auf die Entwicklung der Kulturpflanzen durch kleine Mengen Mangansalze wahrnehmen? Journ. f. Landw. 1907, Bd. 55, S. 289.

[9]) Vageler, H., Ein Beitrag zur Frage der Wirkung von Mangan, Eisen und Kupfer auf den Pflanzenwuchs. Landw. Versuchsst. 1916, Bd. 88, S. 159.

[10]) Pfeiffer, Th., Simmermacher, W., und Rippel, A., Beitrag zur Frage über die Wirkung des Chroms bzw. Mangans auf das Pflanzenwachstum. Fühling's Landw. Zeitg. 1918, Bd. 67, S. 313.

[11]) Ehrenberg, P., und Schultze, K., Beiträge zur Klärung der „Manganfrage". Journ. f. Landw. 1916, Bd. 64, S. 37.

Abb. 31. Weizen und Gerste in manganhaltiger Nährlösung. Nach Samuel und Piper.

Als manganophile Pflanzen heben sich besonders heraus Reis, Hafer und Spinat. Merkenschlager[1]) hat die Manganophilie und Ferrophilie von Arten mit dem Charakter ihrer Urlandschaften in Verbindung gesetzt. Er hat darauf hingewiesen, daß die Flüsse Ostasiens, welche die Überschwemmungsgebiete des Reises beherrschen, sehr reich an Ocker sind und von ihm den Namen „gelbe Flüsse" tragen und daß die Ferrophilie des Reises mit der der Urlandschaft erklärt werden könne.

Der Hafer ist eine salzempfindliche Pflanze von Binnengewässern, in denen Mangan und Eisen eine Rolle spielen (Merkenschlager und Klinkowski.[2]) Das Mangan hat eine große praktische Bedeutung in der Bekämpfung der Dörrfleckenkrankheit erlangt. Das Rezept geht zurück auf Sjollema und Hudig[3]).

Die guten Heilwirkungen von Mangansulfat auf die Dörrfleckenkrankheit des Hafers konnte Scherpe[4]) bestätigen. E. Hiltner[5]) widerlegte den Einwand von Masoni[6]), daß es sich bei der Mangansulfatwirkung um das Schwefelsäureanion handle und stellte fest, daß nicht nur Mangansulfat, sondern alle geprüften Manganverbindungen unter den Bedingungen der Wasserkultur die Dörrfleckenkrankheit verhindern und daß einige von ihnen wie besonders Manganchlorid und selbst scheinbar ganz unlösliche Verbindungen wie Mangandioxyd und Mangankarbonat, ebenso wie Manganschlamm günstig auf den Ertrag einwirken (Abb. 31).

Eine ausgesprochen manganophile Pflanze ist der Spinat. Als Eisen- und Manganüberträger hat der Spinat in der Volksmedizin seit langer Zeit Bedeutung als Blutheilmittel.[7]) Seine Manganophilie kann der Spinat nur in sauren Medien befriedigen. Eine Kalkung bedeutet für den Spinat eine Beeinträchtigung seiner

[1]) Merkenschlager, F., Die Lupine und ihre Landschaft. Datterer, Freising 1928, S. 10.

[2]) Merkenschlager, F., und Klinkowski, M., Zur vergleichenden Physiologie pflanzlicher Rassen (Fichtelgebirgshafer und v. Lochows Gelbhafer). Ernähr. d. Pflz. 1927, Bd. 23, S. 369.

[3]) Sjollema und Hudig, J., Verslagen van Landbouwkundige Onderzoekingen der Rijkslandbouwproefstations 1909, S. 20.

[4]) Scherpe, R., Untersuchungen über die Ursache der Dörrfleckenkrankheit des Hafers. Arb. d. B.R.A. 1921, Bd. 10. S. 307.

[5]) Hiltner, E., Die Dörrfleckenkrankheit des Hafers und ihre Heilung durch Mangan. Landw. Jahrb. 1924, Bd. 60, S. 697.

[6]) Masoni, G., Saggio suli' azione del solfato di manganese in rapporto alla vegetazione. Staz. sper. agrar. ital. 1911. Bd. 44, S. 85.

[7]) Mc Lean, F. P., und Gilbert, W. E., Manganese as a cure for a chlorosis of spinach. Science, 1925, Bd. 61, S. 636.

Heilkräfte, da sie Mangan und Eisen im Boden festlegen würde. Die Chlorose des Spinats fassen Samuel und Piper[1]) als Manganmangelerscheinung auf. Die beiden Autoren glauben, daß der Manganmangel in Pflanzen sich hauptsächlich in den Geweben des Vegetationspunktes bemerkbar macht.

Pflanzliche Chlorosen nach Kalkung führen McHargue[2]), Gilbert, McLean und Hardin[3])[4]) auf Manganmangel zurück. McHargue und O. M. Shedd[5]) stellen das Mangan überhaupt in die Reihe der notwendigen Elemente und ordnen es hinsichtlich der erforderlichen Mindestmenge gleich nach dem Eisen ein. Nach Bortels[6]) gilt die Regel, daß die Manganophilie im allgemeinen mit Kalkscheu und Säureresistenz zusammenfällt. Die Kalkpflanzen hätten einen geringeren Bedarf an Mangan, Kupfer, Zink und würden auf sauren Böden durch diese Metalle vergiftet. Umgekehrt können die Säureliebenden (Acidophilen) ihren Bedarf an diesen Biokatalysatoren aus Kalkböden nicht decken.

Bormangel

Eine stürmische Aufwertung in seiner Einschätzung hatte im Laufe der letzten Jahre das Bor zu verzeichnen. Die Entwicklung war so bewegt, daß man gut daran tut, sich auf Rückschläge gefaßt zu machen.

Über die Gift- und Stimulationswirkung des Bors lagen bereits zahlreiche Hinweise vor (Zusammenstellung bei Brenchley[7])), als Warrington[8]) im Jahre 1923 das Bor für ein unentbehrliches Element der Pflanzenernährung erklärte. Warringtons Versuchspflanze war *Vicia faba*. Für die Aufwertung des Bors setzten sich in rascher Folge ein s'Jacob[9]) (Bohnen), Johnston und

---

[1]) Samuel, G., und Piper, C. S., Manganese as an essentual element for plant growth. Annals of Appl. Biol. 1929, Bd. 16, S. 497 und 503.

[2]) Mc Hargue, J. S., Effect of different concentrations of manganese — sulfate on the growth of plants in acid and neutral soils in the nessecity of manganese as a plant nutrient. Journ. agric. Res. 1923, Bd. 24, S. 781.

[3]) Gilbert, P. E., McLean, F. T., und Hardin, L. J.. The relation of manganese and iron to a lime — induced chlorosis. Soil Science, 1926, Bd. 22, S. 437.

[4]) Gilbert, B. E., Mc Lean, F. T., A „deficiency disease" the lack of avalaible manganese in a lime — induced chlorosis. Soil Science, 1928, Bd. 26, S. 27.

[5]) Mc Hargue, J. S. und Shedd, O. M., The effect of manganese, copper, zinc, boron, and arsenic on the growth of oats. Journ. Americ. soc. of agron. 1930. Bd. 22, S. 739.

[6]) Bortels, H., Biokatalyse und Reaktionsempfindlichkeit bei niederen und höheren Pflanzen. Angew. Bot. 1929, Bd. 11, S. 329.

[7]) Brenchley, W. E., Inorganic plant poisons and stimulants. Cambr. Agric. Monographs, 1914.

Hotter, E., Über das Vorkommen des Bors im Pflanzenreich und dessen physiologische Bedeutung. Landw. Versuchsst. 1890, Bd. 37, S. 443.

Agulhon, H., Emploi du bore comme engrais catalytique. Compt. rend. 1910, Bd. 150. S. 288.

Nacamura, M., Can boric acid in high dilution exert a stimulation action on plants? Bull. Coll. Agric. Tokyo 1903, Bd. V, 4, S. 509.

Haselhoff, E., Über die Einwirkung von Borverbindungen auf das Pflanzenwachstum. Landw. Versuchsstat. 1913, Bd. 79/80. S. 399.

[8]) Warrington, K., The effect of boric acid and borax on the broad-bean and certain other plants. Annals of Bot. 1923, Bd. 37, S. 630.

[9]) s'Jacob, J. C., Anorganische beschadigingen bij pisum sativum an phaseolus vulgaris L. Diss. Utrecht 1927.

Dore[1]) (Tabak, Rollerscheinungen bei Kartoffeln ohne Bor), siehe auch Merkenschlager[2]), McMutrey[3]) und Mes[4]) (Tabak), Sommer und Lipman[5]) brachten die Borfrage an die Zuckerrübe heran und Brandenburg[6]) prüfte die Herz- und Trockenfäule der Rübe in ihren Beziehungen zum Bor (Abb. 32 u. 33). Durch die Untersuchungen von Brandenburg gewann die Borfrage eine außerordentliche praktische Bedeutung. Die bisherigen Ergebnisse lassen sich wie folgt zusammenfassen. Bei Abwesenheit, oder bei eintretender Erschöpfung des Bors in der Nährlösung treten stets dieselben Krankheitserscheinungen auf, die in

Abb. 32. Beginn des Absterbens der Herzblätter infolge Bormangels in Sandkultur (links); rechts eine Rübe mit 30 mg Borsäure. Nach Brandenburg.

ihrer typischen Art mit den von anderen Pflanzen (Bohnen, Tabak, Tomaten) bekannten Bormangelsymptomen im wesentlichen übereinstimmen. Da der Beginn des Bormangels stets in einer Erkrankung der jüngsten, in lebhaftem Wachstum begriffenen Gewebe (Herzblätter, Vegetationspunkt, Cambialzone im Rübenkörper) zum Ausdruck kommt, so muß angenommen werden, daß das Bor

[1]) Johnston, E. S., und Dore, W. H., The influence of boron on the chemical composition and growth of the tomato plant. Plant physiol. 1929, Bd. 4, S. 31.

[2]) Merkenschlager, F., Zur Pathologie der Blattrollkrankheit. Arb. d. B.R.A., 1929, Bd. 17, S. 352.

[3]) McMutrey, J. E., The effect of boron deficiency on the growth of tobacco plants in aerated and unaerated solutions. Journ. agric. research, 1929, Bd. 38, S. 372.

[4]) Mes, M. G., Fisologiese siekte simptome van Tabak. Diss. Utrecht 1930.

Mes, M. G., Physiological disease symptoms of tobacco. Phytop. Zeitschr. 1930, Bd. 2, S. 597.

[5]) Sommer, A. L., und Lipman, C. B., Evidence on the indispensable nature of zinc and boron for higher plants. Plant Physiolog., 1926, Bd. 1, S. 231.

[6]) Brandenburg, E., Die Herz- und Trockenfäule der Rüben als Bormangelerscheinung. Phytopath. Zeitschr. 1931, Bd. 3, S. 499.

Brandenburg, E., Die Herz- und Trockenfäule der Rüben — Ursache und Bekämpfung. Angew. Bot., 1932, Bd. 14, S. 194.

beim Wachstum und Aufbau der Gewebe eine besondere Rolle spielt. Durch früheres oder späteres Fortlassen des Borzusatzes (0,5—0,7 mg per Liter) aus der Nährlösung ist es möglich, die Erkrankung in jedem beliebigen Entwicklungsstadium der Rüben hervorzurufen und durch erneute Zufuhr von Bor wieder zum Stillstand zu bringen. Auf Grund der Übereinstimmung dieser durch Bormangel bedingten Krankheitserscheinungen von Futterrüben mit den Symptomen

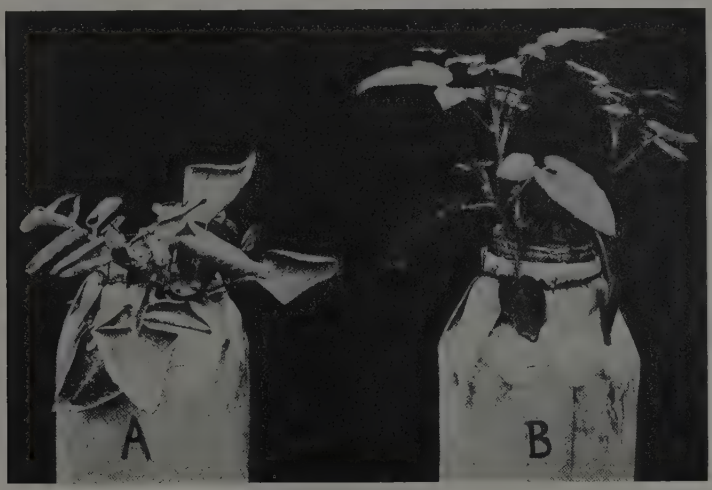


Abb. 33. Mangelrollen nach Johnston. Links Bormangelpflanze.

der Herz- und Trockenfäule muß angenommen werden, daß letztere ebenfalls durch Bormangel verursacht werden. Diese Annahme wird außerdem durch das Ergebnis eines Gefäßversuches mit einem natürlichen Humussandboden bestätigt, indem durch Zusatz von Borsäure (5 mg auf 8 kg Boden) die Herz- und Trockenfäule an Futterrüben im Anfangsstadium noch vollkommen beseitigt werden konnte.

Mangel an anderen Biokatalysatoren

Als Biokatalysatoren fungieren nach Bortels[1]) neben Mangan, Bor auch Kupfer, Zink, Arsen, wobei Bedarf und Schwellenwert je nach Pflanzenart verschieden hoch liegen.

Bortels[2]) ist neuerdings zur Ansicht gelangt, daß der ursprüngliche Pflanzenchemismus und seine Erhaltung von entscheidender Bedeutung für den Nährwert, für die Koch- und Backfähigkeit unserer Kulturpflanzen und für die Volksgesundheit überhaupt sind. Es wurde schon hervorgehoben, daß die Beeinträchtigung der Eisen- und Manganaufnahme beim Spinat durch Boden-

[1]) Bortels, H., Biokatalyse und Reaktionsempfindlichkeit bei niederen und höheren Pflanzen. Angew. Bot. 1929, Bd. 11, S. 285.

[2]) Bortels, H., Sandboden und Volksernährung. Umschau 1930, Bd. 34, S. 863.

neutralisation den Heilwert dieser Pflanze herabdrücken würde und es gibt sicher ähnlich gelagerte Fälle in großer Zahl im Pflanzenreich. Es sind heute schon Ansätze verstärkter Beachtung pflanzlicher Qualitäten sichtbar geworden. Der Schutz der Qualitäten gehört ebenso in den Aufgabenbereich des Pflanzenschutzes wie die Schädlingsbekämpfung.

Molybdänmangel

Bortels[1]) beobachtete, daß das Molybdän in stickstoffreier Nährlösung auf Azotobacter eine besonders günstige Wirkung auslöst. Es wären demnach Fälle denkbar, in denen Molybdänmangel indirekt die Pflanzen an der vollen Entfaltung ihrer Lebenspotenzen hindert.

Pathologie der Überernährung

(Übersalzung, Salzempfindlichkeit)

Kunstdüngerfeindliche Bestrebungen in Laienkreisen („Biologisch-dynamische Düngung"). Überernährung und Aromaverlust. Die Überkalkung. Die Kaliübersalzung. Die Überdüngung mit Phosphorsäure und Magnesium. Die Stickstoffüberernährung.

Fälle von Sekundärschäden der mineralischen Düngung („Beistoffe" in den Rohsalzen). Schädliche Chlorwirkung; Perchloratvergiftungen. Nebenwirkungen des Chilesalpeters und Kalkstickstoffs.

Überdosierung von pflanzlichen Heilmitteln (Mangan, Kupfer, Bor).

Kunstdüngerfeindliche Bestrebungen in Laienkreisen

In der Volksmeinung wird in zunehmendem Maße die mineralische, künstliche Düngung für die Krisenhäufigkeit im Pflanzenreich verantwortlich gemacht. Der Phytopathologe hat sich in der letzten Zeit mehr denn je mit der Phytomedizin der Laien auseinanderzusetzen. Die kunstdüngerfeindliche Bewegung hat sich vornehmlich in anthroposophischen Kreisen organisiert und im Versuchsring anthroposophischer Landwirte mit eigener Zeitschrift[2]) ihren äußeren Ausdruck gefunden. Die Anschauungen dieser Kreise wurden durch Wort und Schrift weithin verbreitet, so daß die Phytopathologie mit einer gewissen zeitgeschichtlichen Wirkung zu rechnen hat.

Innerhalb der Totalkrise, in welche das Zeitalter der Technik geraten ist, stellt die Abkehrbewegung vom künstlichen Dünger nur eine Teilerscheinung dar, steht aber doch in engem Zusammenhang mit den übrigen Symptomen. Die Motive, die sich aus dem Zerwürfnis vieler Menschen mit der Zeit überhaupt herleiten, lassen sich nicht in Bausch und Bogen widerlegen. Sie werden von unkontrollierbaren Faktoren genährt.

Die biologisch-dynamische Düngerkunde macht geltend, daß im letzten Menschenalter die Qualitäten vieler Nahrungsmittel (Brot, Sauerkraut, Obst) und

---

[1]) Bortels, H., Molybdän als Katalysator bei der biologischen Stickstoffbindung. Archiv f. Mikrobiol. 1930, Bd. 1, S. 341.

[2]) Zeitschrift „Demeter", Monatsschrift für die biologisch-dynamische Wirtschaftsweise, Bad Saarow, 1933 im 8. Jahrgang.

damit im Zusammenhang die Qualitäten tierischer Erzeugnisse (Käse) eine fortschreitende Nivellierung erfahren haben. Diese Behauptung wird wenig Widerspruch erfahren. Es erhebt sich aber die Frage, ob diese Nivellierung dem Kunstdünger anzurechnen ist, oder der Zerstörung uralter Volksinstinkte und Volkserfahrungen durch die Technik überhaupt.

Die alte Frage, ob eine Zunahme der Pflanzenkrankheiten mit steigender Zivilisation verknüpft ist, wird von den Anhängern der biologisch-dynamischen Düngermethoden bejaht und dafür einseitig der Kunstdünger haftbar gemacht. Generell degenerativ wirkende Einflüsse des Kunstdüngers auf die Pflanze sind indessen nicht erwiesen, wohl aber kann durch Summierung von Einzelfällen, in denen der Kunstdünger schädlich wirkte, ein nachhaltiger psychologischer Eindruck gerade bei guten Laienbeobachtern entstehen. Die Rückschläge auf die Inflationsdüngung mit schwefelsaurem Ammoniak auf leichten Böden waren deutlich und auch die Überkompensierungen dieser Schäden durch bestürzte Gegenaktionen zeigten vielerorts ein ungünstiges Bild.

Soweit die sogenannte biologisch-dynamische Düngung die gesunde natürliche Bodenpflege in den Vordergrund stellt, hat sie wie jede Volksmedizin einen gesunden Kern. Soweit sie aber Einzelfälle generalisiert, falsche Erwartungen weckt und unbewiesene Behauptungen in wissenschaftliche Mäntelchen hüllt, ist die Stellungnahme der Pflanzenpathologie keinem Zweifel unterworfen. Die „biologisch-dynamische Düngerkunde" schreibt den Gestirnen einen großen Einfluß auf die Gesundheit und Krankheit im Pflanzenreiche zu. Kosmische Einflüsse sind nicht ohne Weiteres abzuleugnen; die Mondstellung ist dem chinesischen Bauer seit mehr als 4000 Jahren Ratgeber; für einzelne biologische Vorgänge ist der Einfluß der Mondstellung erwiesen. Zum Beispiel die Mondperiodizität eines Seeigels des Roten Meeres[1]), die anthroposophischen „Rezepte" und „Regeln" konnten jedoch bisher in keinem Falle wirklich bestätigt werden. Die angegebenen Mondregeln hat Popp[2]) untersucht und sie nicht bestätigt gefunden. Ähnlich verhält es sich bei den an die Homöopathie erinnernden „Hilfsstoffen", welche in geringen Quantitäten dem Ackerboden und dem natürlichen Dünger vermittelt werden und welche durch ihre „Strahlungskraft" wirken sollen. Es handelt sich um Verrottungen von Heilpflanzen (Schafgarbe, Kamille, Brennessel, Löwenzahn, Eichenrinde, Baldrian). Die naive und bequeme Theorie von den Strahlungskräften und die Kritiklosigkeit, mit der gerade diese Theorie hingenommen wird, machen es dem Phytopathologen schwer zu beurteilen, ob nicht doch letzten Endes Volksbeobachtungen mitsprechen können, welche später falschen Deutungen verfielen. Es soll nicht verschwiegen werden, daß die genannten Heilpflanzen kolloidchemisch hochwirksame Stoffe führen (z. B. oberflächenaktive ätherische Öle), welche den Stoffumsatz in geringen Dosierungen beträchtlich steigern können (Traube).[3]) Mit den Methoden, mit denen die biologisch-dynamische Düngerkunde heute argumentiert, kann sie keinen Anspruch auf wissen-

[1]) Siehe Zusammenstellung von Dreidax, F., Demeter, 1931, Bd. 6, S. 144.

[2]) Popp, M., Anthroposophische Landwirtschaft. Zeitschr. f. Pflanzenern. u. Düng., 1930, Teil B, Bd. 9, S. 250.

[3]) Traube, J., Physikalisch-chemische Probleme der Pharmakologie. Münchener mediz. Wochenschr. 1930, S. 2138.

schaftliche Geltung erheben. Neubauer[1]), der die gebräuchlichsten Rezepte der kunstdüngerfeindlichen, anthroposophischen Richtung zusammengestellt hat, ist denn auch zu einer schroffen Ablehnung gelangt.

Überernährungsschäden

Jedes, auch das unentbehrlichste Salz, schädigt in höheren Konzentrationen die Pflanze, schon durch seine osmotische Wirkung. Viele Nährstoffe würden schon in der Konzentration, in der sie in der Nährlösung gereicht werden, giftig

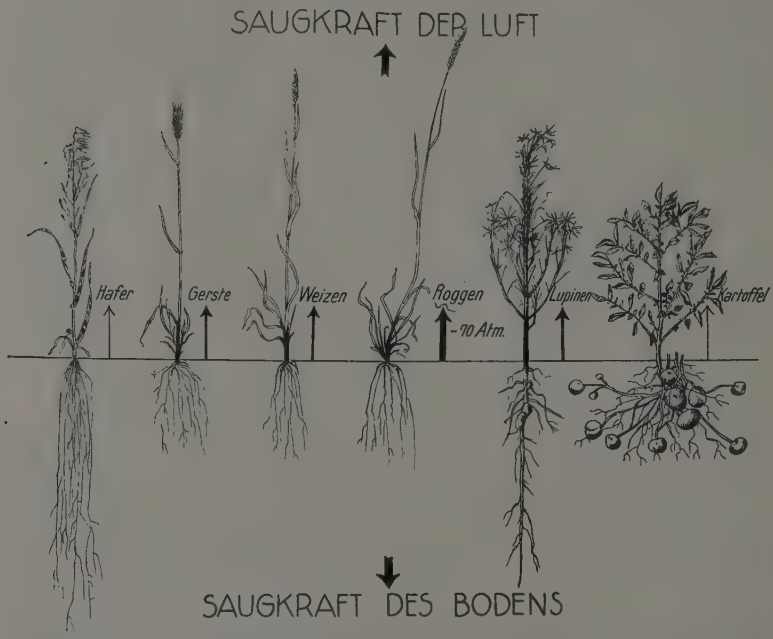


Abb. 34. Symptomatologie der Störungen des Wasserwechsels. Chlorophylldefekte — Fußkrankheiten — Rollkrankheiten. Die Saugkräfte der Arten sind durch die Stärke der Pfeile angedeutet. Nach Merkenschlager.

sein, wenn ihre Giftwirkung nicht durch andere Stoffe aufgehoben würde. Antagonistische Kontroll- und Regulationssysteme sind Vorbedingungen pflanzlicher Gesundheit. Die Vorgänge des Salzstoffwechsels vollziehen sich im Gewebewasser. Bei Senkung des Wassergehaltes führt die Erhöhung des Salzgehaltes zu schweren Kolloidschädigungen salzempfindlicher Typen (Merkenschlager[2])). (Abb. 34).

[1]) Neubauer, H., Biologisch-dynamische Wirtschaftsweise, Agrikulturchemie und Landwirtschaft. Vortrag geh. i. d. ökol. Ges. in Dresden, 1930 ohne Verlagsangabe.

[2]) Merkenschlager, F., Die Wasserbilanzkrisen der Kulturpflanzen und ihre phytopathologische Bedeutung. Angew. Bot. 1930, Bd. 12, S. 444.

Die Erhöhung des Salzgehaltes erreicht bei den verschiedenen Arten an verschiedenen Punkten ihre kritische Zone. Die Chemismen der Kartoffel und der Luzerne liefern Beispiel und Gegenbeispiel in scharfer Prägung (Schwarz und Klinkowski[1]). Die Luzerne kann mit den üblichen mineralischen Düngergaben kaum übersalzt werden, im Gegenteil, sie findet die beste Sammlung vitaler Kräfte in salzreichen Böden und verliert an Vitalität unter hygrischen und salzarmen Bedingungen. Das wertvollste Saatgut der ungarischen Luzerne kommt aus den Gebieten, die alle einen schwach natronhaltigen Boden besitzen, der die Neigung hat, an der Oberfläche oft stärker auszutrocknen, während in den nebelfeuchten Küstengebieten die Luzerne starke Vitalitätseinbuße erleidet. Der Abbau der Kartoffel dagegen hängt mit einer durch starke Schwankungen des Wassergehaltes erschütterten Zellorganisation zusammen, in der die Erhöhung des Salzgehaltes zu schweren Kolloidschädigungen führt (Abbautheorie von Merkenschlager, Wartenberg, Klinkowski[2]).

Die Abb. 34 zeigt die mögliche Reaktion der verschiedenen Arten, wenn die Pflanze zur Zeit ihrer Vegetationshöhe, zur Zeit der vollen Entfaltung ihrer wasserabgebenden Fläche, zur Zeit der längsten Tage (Johanni) plötzlich zwischen zwei starke physikalische Gegenkräfte gerät. Wir setzen den Fall: Die Saugkraft der Luft steigt auf der einen Seite, die Saugkraft des Bodens auf der anderen Seite, die Pflanze steht „zwischen zwei Welten". Nehmen wir einmal entgegen den tatsächlichen Verhältnissen an, die Vegetationshöhe falle für alle Arten auf „Johanni", so würden sich, sobald die Wurzelleistung insuffizient wird, folgende Reaktionsbilder ergeben. Der salzempfindliche Hafer wird durch den Konzentrationsanstieg, bevor die tiefe Wurzel den Fehlbetrag an Wasser „heraufpumpt", in seinen äußersten Verzweigungen (Rispen) überrascht (Weißährigkeit) oder wenn ungünstige Bodenreaktionen die Wurzelsuffizienz von vornherein niedrig halten, chlorophylldefekt (dörrfleckenkrank). Je unempfindlicher eine Pflanze gegen die Konzentrationserhöhung des Zellsaftes ist, um so weniger neigt sie zu Chlorophylldefekten. Der Xerotyp Roggen ist merkwürdig chlorophyllfest. Das „Seil" — um ein ganz grobmechanisches Bild zu gebrauchen — reißt bei den Mesophyten Gerste und Weizen und dem Xerophyten Roggen zwischen Wurzel und Sproß, dort, wo für sie die geringsten Regulationsmöglichkeiten vorhanden sind. Der Hafer wird nicht fußkrank (Hiltner[3], Crüger[4]), weil die Kraftfelder anders zu liegen kommen, die anderen Arten werden um so heftiger fußkrank, je konzentrationsfester ihre Blattgewebe sind (Roggen). Die Erscheinungen sind um so deutlicher, je weniger leistungsfähig die Wurzel ist. Wenn z. B. ein frühjahrsfeuchtes Jahr die Leistungsfähigkeit des Roggens für

[1]) Schwarz, O., und Klinkowski, M., Kartoffel und Luzerne. Arb. d. B.R.A. 1931, Bd. 19, S. 171.

[2]) Merkenschlager, F., Wartenberg, H. und Klinkowski, M., Aufsatzfolge zur Biologie der Kartoffel. Mitt. 1—16 erschienen in den Arbeiten der Biol. Reichsanst. 1929 bis 1932.

[3]) Hiltner, L., Im heurigen Jahr wird die sogenannte Fußkrankheit des Getreides in stärkerem Maße auftreten. Prakt. Bl. f. Pflanzenb. u. Pflanzensch. 1912, Bd. 10, S. 40.

[4]) Crüger, O., Fußkrankheit an Weizen, Roggen und Gerste. Angew. Bot. 1929, Bd. 11, S. 17.

Saugkraft (bis zu 70 Atmosphären) nicht nur beansprucht, sondern sogar die Wurzelbildung des Xerotyps stört, dann kommt es zum Ausbruch der Roggenfußkrankheit. Typisch ist, wie die Leguminosen auf die Johannisbilanzkrisen reagieren. Die ziemlich hygrophile Pferdebohne antwortet durch eine Schwärzung des ganzen Strunkes (nekrobiotische Melaninbildung, „Freilauf der Enzyme"), die mehr xerophile Lupine wird ähnlich wie der Roggen fußkrank, und bei der Lupine ist der Zusammenhang mit der Zeit der längsten Tagesdauer so augenfällig, daß die Fußkrankheit hier schon längst als (allerdings bisher rein parasitologisch behandelte, unter gewissen Bedingungen auch parasitär erzeugbare) Johanniskrankheit angesprochen wurde. Die Kartoffel „rollt". Die Johannirollerin, die Sorte *Magnum bonum*, hat die Johannikrisen auf die Dauer nicht überstehen können und hat sich in die skandinavischen Breiten zurückgezogen, dort ist die bei uns verfemte „große Gute" heute noch im Vollbesitz ihrer vitalen Kräfte.[1])

Die beschriebenen Erscheinungen können sich nach scharfer mineralischer Düngung verstärkt zeigen.

E. Hiltner[2]) macht darauf aufmerksam, daß die Salzgefährdung weitgehend abhängig vom Fortgang der Assimilation ist. Er fand Gesetzmäßigkeiten, welche er in seinem „Kohlensäure-Mineralstoffgesetz" so formuliert: „Der Aufnahme zu großer Mengen oder physiologisch nichtausgeglichener Bodennährstoffe muß die Pflanze — soll das Optimum der Gesundheit gewahrt bleiben und sollen nicht Störungen des Gleichgewichts der chemischen Baustoffe und damit der Ernährung eintreten — eine genügende Kohlensäureassimilation entgegenstellen können. Bedingen Witterung, ungünstige Lichtverhältnisse und vor allem stärkere künstliche Düngung, daß dies nicht der Fall ist, so treten Ernährungsstörungen ein, die in Krankheiten sichtbar zum Ausdruck kommen können und unter Umständen selbst auf das Saatgut übergehen." Daß gerade heute bei der vermehrten Anwendung künstlicher Düngemittel, die Gefahr oft vorliegt, daß die Pflanze den aufgenommenen Mineralstoffen nicht die nötigen Kohlehydrate entgegenzustellen vermag, ist in all den Fällen leicht möglich, in denen der Boden nicht in genügendem Maße die Fähigkeit besitzt, die Salze adsorptiv oder absorptiv zu binden, so daß die Pflanze sie nicht im Maßstab ihrer Entwicklung dem Boden langsam entzieht, sondern daß die Salzlösungen sozusagen auf sie gewaltsam eindringen — aggressiv wirken — und dadurch zu einer stoßweisen und einseitigen Mineralstoffüberfütterung führen. Förmlich giftig scheint aber eine solche Mineralstoffanhäufung dann sein zu können, wenn auch die Mineralstoffe einschließlich des Stickstoffes nicht in einem antagonistisch ausgeglichenen Verhältnis zueinander vorhanden sind, sondern ein einzelner unverhältnismäßig überwiegt. Der Chlorophyllapparat wird geschädigt und die Kohlehydrate, die die Mineralstoffe

---

[1]) Merkenschlager, F., und Klinkowski, M., Der Rückzug der Kartoffelsorte *Magnum bonum* nach Skandinavien im Lichte der ökologischen Abbautheorie. 7. Mitt. zur Biologie der Kartoffel, Arbeit. d. B.R.A., 1930, Bd. 18, S. 431.

[2]) Hiltner, E., Störungen gesunden Pflanzenwachstums durch unausgeglichene Ernährung. Fortschr. d. Landw. 1926, Bd. 1, S. 330.

Hiltner, E., Die Dörrfleckenkrankheit des Hafers und ihre Heilung durch Mangan. Landw. Jahrb. 1924, Bd. 60, S. 689.

auffangen sollen, man könnte in diesem Falle auch „puffern" sagen, kämen in ein Minimum.

Wenn heute sogenannte „Kohlensäuredünger"[1]) meistens humose Stoffe, aufgeschlossenes Moor u. dgl. von mancher Seite empfohlen werden und ihre günstige Wirkung behauptet wird, so mag letzteres auf gewissen Böden zweifellos der Fall sein. Doch dürfte nach E. Hiltner weniger die betonte Kohlensäureentwicklung in ihrer Anreicherung in den unteren Luftschichten der Grund ihrer Wirkung sein, sondern vielmehr die durch sie bewirkte Anreicherung des Bodens an bindenden Stoffen, die eine unausgeglichene oder „aggressive" Düngung in eine „harmonische" umwandeln und mittelbar die Assimilationstätigkeit der Pflanze steigern, da sie eben eine Schädigung des Chlorophyllapparates durch Salzvergiftung verhindern, diese Erklärung würde aber auch verständlich machen, daß derartige Beidünger auf vielen, aber an und für sich gesunden Böden versagen.

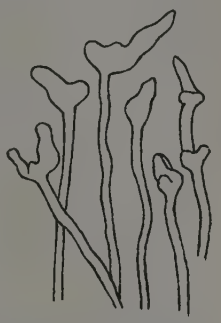


Abb. 35. Deformation der Wurzelhaare von Sinapis in hohen Salzkonzentrationen. Nach Schwarz.

Der Senf als salzempfindliche Pflanze hatte bereits die Aufmerksamkeit L. Hiltners[2]) auf sich gezogen. In Wasserkulturen war er nur nach Zugabe von Absorbentien zur Entwicklung zu bringen. Merkenschlager[3]) hat die Untersuchungen von L. Hiltner weiter geführt und hat gefunden, daß bei *Sinapis* eine Plasmakonstitution vorliegt, welche hochgradig salzempfindlich ist. Nach Einwirkung plasmolysierender Salze unterbleibt der Rückgang der Plasmolyse, weil das Plasma offenbar leicht erstarrt (Abb. 35). Die Wirkung von Hederichkainit bei der Bekämpfung der Unkräuter aus der Familie der Cruciferen *(Sinapis arvensis* und *Raphanus raphanistrum)*, sowie die Wirkung von Eisen- und Kupferlösungen bringt Merkenschlager damit in Zusammenhang. Es liegen also hier Fälle vor, in welchen die Phytopathologie die Salzempfindlichkeit von Unkräutern zum Zwecke der Erleichterung des Konkurrenzkampfes für weniger salzempfindliche Kulturpflanzen in ihren Dienst stellt. Besondere Beachtung verdient, daß diese gegen Bestäubung, Bestreuung und Bespritzung mit Salzen und Lösungen *„per folia"*, (das heißt durch die Blätter) anfälligen Arten sich durch alkalische Wurzelausscheidungen auszeichnen. Das läßt vielleicht auf einen besonderen Mechanismus der Salzaufnahme schließen.

Sinapis gehört zu den pflanzlichen Konstitutionen, bei welchen die Bodenkolloide die Regulation der Nährstoffaufnahme übernommen haben. Eine wesentliche Bedeutung bei der Abpufferung von Salz„stößen" (E. Hiltner), namentlich

[1]) Bornemann, F., Die Kohlenstoff-Ernährung der Kulturpflanzen. Parey, Berlin, 1930. Fischer, H., Pflanzenbau und Kohlensäure. Ulmer, Stuttgart 1921. Lundegardh, H., Der Kreislauf der Kohlensäure. Fischer, Jena 1924, S. 166. Reinau, E., Praktische Kohlensäuredüngung in Gärtnerei und Landwirtschaft. Springer, Berlin 1927.

[2]) Hiltner, L., und Gentner, G., Über den Einfluß des Humus (und der Kieselsäure) auf die Pflanzenernährung. Landw. Jahrb. f. Bayern, 1913, Bd. 3, S. 526.

[3]) Merkenschlager, F., Sinapis. Eine Kulturpflanze und ein Unkraut. Landw. Jahrb. f. Bayern, 1924, Bd. 14, S. 173.

für Küstenkonstitutionen und „atlantische" Pflanzencharaktere hat die Luftfeuchtigkeit. So sind z. B. die Landschaften, in welchen die Kartoffel ohne Einbuße an vitalen Kräften bleibt, an die Schutzwirkung luftfeuchter Mäntel gebunden. In solchen Gebieten (z. B. Holland) kann auch eine schärfere mineralische Düngung ohne Nachbaugefährdung erfolgen. E. Hiltner[1]) hat zuerst auf die außerordentliche Regulationswirkung des Taus aufmerksam gemacht. Das durch Blätter und andere oberirdische Organe aufgenommene Wasser wirkt physiologisch anders, als das durch die Wurzeln zugeführte, denn die Pflanze nimmt mit ihren Wurzeln kein reines Wasser, sondern mehr oder weniger dünne Salzlösungen, mit ihren Blättern aber reines Wasser auf. Der Tau führt den Pflanzen durch das Blatt salzfreies Wasser zu, das innerhalb der Pflanzen lösungsverdünnend und damit ausgleichend auf durch die Wurzeln aufgenommene zu hohe Salzkonzentrationen wirkt. Dieser natürliche Ausgleichsvorgang ist für das gesunde Gedeihen vieler Pflanzen notwendig. Durch Wasserzufuhr durchs Blatt, bzw. durch künstliche Betauung ließ sich bei Gefäßversuchen der Ertrag von Senf und Hafer, selbst wenn letzterer in Wasserkulturen stand, wesentlich heben. Der in Prozenten der Trockensubstanz gerechnete Aschengehalt ist bei betauten Pflanzen geringer als bei nichtbetauten; umgekehrt verhält es sich mit der organischen Substanz; salzempfindliche Pflanzen sind auf oberirdische Wasseraufnahme mehr angewiesen als nichtsalzempfindliche. Die Salzempfindlichkeit der Pflanze ist je nach Entwicklungsstadium und je nach Standort verschieden. Bei dem salzempfindlichen Senf und Hafer trat durch die Betauung eine Ertragssteigerung ein. Wesentlich anders als Senf und Hafer verhielt sich der Buchweizen. Es gingen hier gerade in der betauten Reihe noch im jugendlichen Stadium alle Pflanzen ein, während in der nichtbetauten mehrere Pflanzen bis zur Ernte lebend und gesund blieben.

Überernährung und Aromaverlust

Daß die Überernährung bei Pflanzen eine Einbuße an aromatischen Werten mit sich bringt, ist eine alte Erfahrungstatsache. Die Gärtner klagen über Duftvergröberung gesättigter Kulturen. Ökologische Beobachtungen in den Edelhopfengebieten haben Merkenschlager den Satz aufstellen lassen: „Das Aroma ist das Produkt von Hemmungen".[1]) Bei Obst- und Teegewächsen sind ebenfalls Beziehungen zwischen Aromabildung und ökologischer Lage sichtbar. Es sind häufig Gegenden mit verlangsamtem Stoffwechsel, welche aromatische Anreicherungen zustande kommen lassen. Es sind freilich meist klimatische Hemmungen, welche den Anstoß geben, aber letzten Endes sind es doch Stoffwechselhemmungen, deren Ausdruck die Aromabildung ist. Auch die vermehrte Bildung von Pflanzenölen gehört in dieses Kapitel (S. Ivanow).[2])

---

[1]) Hiltner, E., Der Tau und seine Bedeutung für den Pflanzenbau. Eine Theorie für die physiologische Bedeutung der Wasseraufnahme durch oberirdische Pflanzenorgane. Wiss. Archiv. f. Landw. 1930, Bd. 3, S. 1, Abt. A.

[2]) Ivanow, S., Die Klimate des Erdballes und die chemische Tätigkeit der Pflanzen. Fortschr. d. Naturwiss. Forsch. 1929 ref. in Angew. Bot. 1930, Bd. 12, S. 67, von Merkenschlager mit eigenen Beobachtungen ergänzt.

Die Überkalkung

Die alte Volksregel „der Kalk macht reiche Väter, aber arme Söhne" hat insofern pflanzenphysiologisches Interesse, als sie zum Ausdruck bringen will, daß nach einer gesteigerten Oxydationstätigkeit nach Humusverarmung und einem gesteigerten mikrobiologischen Umsatz im Boden die Pflanze ein erschöpftes Substrat findet. Die alte Regel hat an Geltung eingebüßt, seitdem es leicht geworden ist, die erschöpften mineralischen Bestände des Bodens durch die Zuführung von Kali, Stickstoff und Phosphorsäure zu ergänzen. Die Gefahr des Bodenabbaus durch Kalk ist gering geworden, aber es wurden dafür Fälle bekannt, in denen eine Kalkung geradezu eine unmittelbare Bodenverschlechterung bedeutet.

Die gute Krümelgare auf schweren Böden, welche der Kalk hervorbringt, bleibt beispielsweise auf eisenreichen Tonböden nach einer Kalkung aus. Im Gegenteil, der günstige physikalische Zustand eines Tonbodens mit starkem Gehalt an Eisenhydroxyd kann durch das Entsäuern des Bodens in einen schlechten Zustand überführt werden. Das kolloidale Ferrihydroxyd, das den Boden in Krümelstruktur hält, dispergiert bei saurer Reaktion und wird durch das OH-Ion gefällt. Ein Beispiel im Großen lag bei dem Baumsterben im Alten Lande vor. Im Wurzelbereich bildete sich dort eine zähe, höchst ungünstige („Blauer Jammer") Bodenverdichtung heraus. Die Vorgänge wurden durch eine Kalkung der Obsthöfe teilweise beschleunigt und verschärft, wie Wartenberg[1]) und Rothe[2]) nachgewiesen haben.

Im Allgemeinen gehört die Kalkfrage zu den schwierigsten Problemen der Phytopathologie. Je nach dem Bodencharakter und je nach dem Artcharakter der Pflanze ist die Kalkung zu empfehlen oder zu widerraten (siehe auch Abschnitt: Kalkfeindliche Pflanzen).

Die Kaliübersalzung

In der Sandflora ist, soweit Kulturpflanzen in Frage kommen, die Kalifreudigkeit besonders häufig. Zu den „Kalipflanzen" zählt man seit langer Zeit die Lupine, die Serradella, den Buchweizen, die Kartoffel. Über die Ursachen der Kalifreudigkeit von Sandbewohnern kann nichts Bestimmtes gesagt werden (Wasserbewegung).[3]) Die Schwellenwerte für die Kaliversorgung liegen für die einzelnen Arten sehr verschieden. Man wird wohl kaum die Luzerne mit Kali überdosieren können, dagegen hat sich in letzter Zeit gezeigt, daß unter den obengenannten Arten die Kalidosierung beispielsweise bei Kartoffeln leicht über das rechte Maß hinausgehen kann und daß die Schwellenwerte unter klimatischen Bedingungen, welche der Physiologie der Kartoffel nicht günstig sind, hier sehr

[1]) Wartenberg, H., Die Bodenverhältnisse der niederelbischen Marschen und ihre phytopathologische Bedeutung für den Obstbau. Arb. d. B.R.A. 1929, Bd. 17, S. 401.

[2]) Rothe, G., Beitrag zur Geologie der Hannoverschen Elbmarschen im Zusammenhang mit den Obstkulturen des niederelbischen Obstbaugebietes. Arb. d. B.R.A. 1929, Bd. 17, S. 391.

[3]) Merkenschlager, F., Methoden zur physiologischen Diagnostik der Kulturpflanzen, dargestellt am Buchweizen. Wien 1926.

niedrig liegen. Es handelt sich also bei der Kartoffel um eine fakultative Kalifreudigkeit. Je nach der Witterung des Jahres, je nach der Lage des Kartoffelgebietes wirkt eine stärkere Dosierung des Kalis leistungssteigernd oder depressiv. Auf keinen Fall wird man die Kaligaben, die in Holland den Kartoffeln unter dem Schutzmantel der Seeluft ohne Schaden verabreicht werden können, verallgemeinern dürfen. In Jahren und in Gebieten, in denen mit scharfem Verdunstungsgang zu rechnen ist, wirken schon Mengen depressiv, die in anderen Jahren sich nützlich hatten auswirken können. Seit vielen Jahren gilt im Kartoffelbau die Regel, Pflanzen, die Saatgut liefern sollen, mit mineralischen Düngern nur mäßig zu versehen. Dieser Regel liegt eine richtige Volksbetrachtung zugrunde. Eine stärkere Kalidüngung bedeutet für die Kartoffel dann eine Übersalzung, wenn die auf Luftfeuchtigkeit organisierte Tracht von Hitzewellen überrascht wird. Die Kartoffel nimmt dann Starrtracht an, wie sie für die Blattrollkrankheit charakteristisch ist. Die Kaliübersalzung kann dann an Degenerationsvorgängen teilnehmen und somit einen Faktor im Abbauproblem der Kartoffel darstellen, wie besonders Wartenberg[1]) zeigen konnte. Wie sehr es auf den Charakter ankommt, geht aus den Versuchen von L. Hiltner[2]) hervor. Der Jahrgang 1918 lieferte auch bei starker Überdosierung im Nachbau 1919 keine sonderlichen Depressionen. Dagegen erlitten die überdosierten Parzellen in der heißen Vegetationshöhe des Jahres 1919 solche Salzschäden, daß der Nachbau im Jahr 1920 sich stark depressiv zeigte. L. Hiltner war schon 1917 solchen Zusammenhängen auf der Spur, wenn er auch Teilfaktoren des Abbaus überschätzte und pessimistisch verallgemeinerte: „Einflüsse des Bodens, vor allem aber der Düngung sind es, die zum Abbau führen, und ich stehe nicht an zu behaupten, daß die Ernährungsstörungen, als welche sich die Blattrollkrankheit und damit der Abbau der Kartoffel erweist, in der Hauptsache eine Kunstdüngerkrankheit ist."

Kaliüberdüngter Tabak trocknete in Versuchen von Behrens[3]) an der Luft schwerer und neigte mehr zur Fäulnis als Tabak, der nur Stalldünger bekam.

Sekundäre Kalischäden entstehen, wenn das Salz die Wasserführung des Bodens verschiebt oder Kalkverluste verursacht. Gesalzene Böden entließen nach Untersuchungen von Hallweit größere Mengen Wasser durch den Untergrund in die Drainage als ungesalzene. Die Wasserführung des Bodens hatte demnach eine ungünstige Verschiebung erfahren. Die Kalkverluste nach einer starken Kalizufuhr können ersetzt werden, müssen aber in Rechnung gezogen werden. Von einer Qualitätsverschlechterung der Wiesenpflanzen nach einer starken Kalidüngung ist in der Praxis nicht selten die Rede. In der Tierschutzliteratur finden sich häufig ablehnende Bemerkungen gegen die Kalidüngung.

---

[1]) Wartenberg, H., Beitrag zur Kenntnis des ökologischen Abbaues der Kartoffel. Arb. d. B.R.A. 1930, Bd. 18, S. 414 u. 421.

[2]) Hiltner, L., Ursachen von Kartoffelmißernten und die Möglichkeit ihnen zu begegnen. Prakt. Bl. f. Pflanzenb. u. Pflanzensch. 1917, Bd. 15, S. 31.

Hiltner, L., und Lang, F., Über den Einfluß von Überdüngung auf den Ertrag und den Abbau der Kartoffel. Landw. Jahrb. f. Bayern, 1921, Bd. 11, S. 273.

[3]) Behrens, J., Weitere Beiträge zur Kenntnis der Tabakpflanze. Landw. Versuchsst. 1899, Bd. 52, S. 226.

Diese Skepsis hat auch auf medizinische und veterinärmedizinische Kreise übergegriffen.[1]) Der Phytopathologe hat in steigendem Maße mit solchen „Stimmungen" zu rechnen.

Die Zeit der Kalidüngung spielt eine große Rolle, und viele der beobachteten Schäden dürften auf die falsche Zeitwahl zurückgeführt werden. Häufig handelt es sich auch um Nebensalze des Kalis, die ungünstig wirken, worüber an anderer Stelle berichtet wird.

Überdüngung mit Phosphorsäure und Magnesium

Überdüngungsschäden, hervorgerufen durch eine Phosphorsäuredüngung, sind wohl selten. Direkte Schädigungen sind gegebenenfalls bei starken Mengen von Superphosphat zu befürchten, wenn Böden vorliegen, die arm an kohlensaurem Kalk, Eisen oder Tonerde sind. Nach Römer[2]) ist wasserlösliche Phosphorsäure im Überschuß (als einbasisches Kalziumphosphat gegeben) ohne Einfluß auf den Zuckergehalt der Rüben geblieben. Grantham und Groff[3]) beobachteten bei einseitiger Anwendung von Phosphorsäure eine starke Häufung steriler Ährchen beim Weizen. Sekundär kann Phosphorsäureüberschuß insofern schädlich wirken, als er durch eine Abkürzung der Vegetationsperiode die Pflanze an der vollen Ausnützung ihrer „Zeit" hindert. Die von Hiltner und Lang[4]) beobachteten Schäden können auch auf Reaktionsverschiebungen beruhen. Immerhin bleibt beachtenswert, daß in degenerierten Pflanzenteilen mehrfach eine Anhäufung von Phosphorsäure festgestellt wurde (Wolff[5]), Marx und Merkenschlager[6]).

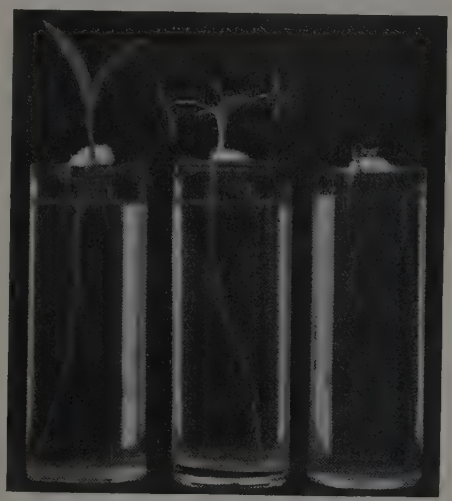


Abb. 36. Verschiedene Grade der Magnesiumtoleranz. Links Mais. Mitte Lupine. Rechts Sonnenblume. Nach Loew und Merkenschlager.

[1]) Eckstein, O., Kalisalze und Volksgesundheit. Deutsche Ärzteztg. 1930, Nr. 196.

[2]) Römer, H., Zu welchen Resultaten sind die Forschungen über die Wirkung der Phosphorsäure bei Zuckerrüben gekommen? Bl. f. Zuckerrübenb. 1905, Bd. 12, S. 229.

[3]) Grantham, A. E., und Groff, F., Occurence of sterile Spikelets in wheat. Journ. Agric. Res. 1916, Bd. VI, S. 250.

[4]) Hiltner, L., und Lang, F., Über die Wirkung verschieden starker Kunstdüngergaben auf gezüchtete und ungezüchtete Kartoffelsorten. Landw. Jahrb. f. Bayern, 1921, Bd. 11, S. 259.

[5]) Wolff, L., Im Manuskript.

[6]) Marx, Th. und Merkenschlager, F., Beobachtungen und Untersuchungen über den Verlauf des Kartoffelabbaues. Arb. d. B.R.A. 1932, Bd. 19, S. 413.

Hinsichtlich der Magnesiumtoleranz müssen außerordentliche Unterschiede zwischen den verschiedenen Konstitutionen im Pflanzenreich herrschen. So fanden O. Loew und Merkenschlager[1]) eine überraschend hohe Toleranz des Maises gegen reine Mg-Salzlösungen, dagegen eine hochgradige Magnesiumempfindlichkeit bei der Sonnenblume und beim Salat. Leider kann noch nicht gesagt werden, ob die Magnesiumempfindlichkeit eine generelle Eigenschaft der Kompositenfamilie ist. Eine solche Empfindlichkeit würde der Bekämpfung der Unkräuter aus dieser Familie neue Tore öffnen (Abb. 36).

Mit den „Abraumsalzen" kommen stets größere Mengen von Magnesiumverbindungen, namentlich von Chlormagnesium in den Boden, so daß die spezifische Magnesiumempfindlichkeit der Arten stark ins Gewicht fällt, wobei es freilich nicht leicht sein dürfte Kationen- und Anionenwirkung voneinander zu scheiden (siehe auch Kapitel Nebensalze).

Stickstoffüberernährung

In den Versuchen von Hiltner und Lang[2]) wirkte Stickstoffüberschuß am wenigsten depressiv auf die Vitalität der Kartoffel. Es ist dabei nicht zu vergessen, daß der als Salz der Pflanze zugeführte Stickstoff rasch zum Aufbau des Eiweißes Verwendung findet (von den stark nitratspeichernden Arten abgesehen). Das Beispiel der gelben Lupine (siehe weiter unten) zeigt deutlich, daß in Entwicklungsperioden, in denen der Kolloidabbau überwiegt (Keimung), der zugeführte Stickstoff außerordentlich depressiv wirken kann. Die gelbe Lupine stellt freilich ein krasses Beispiel dar, aber von dieser Extremstellung aus lassen sich doch Einblicke in leichtere Fälle gewinnen. Die Erfahrungstatsache, daß Stickstoffüberernährung am häufigsten ungünstige Symptome zeigt, wenn die Pflanzen unter unnatürlichen Verhältnissen wachsen (Treibhaus), deutet daraufhin, daß sich die Grenze der Stickstofftoleranz nach den Assimilationsleistungen und nach dem Gesamtbefinden der Pflanze richtet.

Im Einzelfall bleibt dann stets zu untersuchen, ob der Stickstoff in Form von Ammoniak oder in Form von Nitrat gegeben wurde, ob physiologisch sauer oder physiologisch alkalisch gedüngt wurde. Manche der in der Literatur angeführten Beispiele für schädliche Symptome der Stickstoffüberdüngung dürften in Wirklichkeit in das Kapitel Bodenreaktion und Pflanzenwachstum gehören. Ausschlaggebend für die Stickstofftoleranz ist letzten Endes der physiologische Art-(Rassen-)charakter der Pflanze. Es gibt ausgesprochene Salpeterpflanzen (Senf) und ausgesprochene Ammoniakpflanzen (Hafer). Schließlich bleibt zu bedenken, daß die Stickstofform im Boden in ständigen Wandlungen begriffen ist, so daß der praktische Phytopathologe die Diagnose auf Stickstoffüberernährung nur immer bedingt wird stellen können. Viele der älteren Angaben über Stickstoffüberernährung haben offenbar die Sekundärschäden übersehen. Andererseits können sie nicht über Bord geworfen werden, da die Entwicklung

[1]) Loew, O., und Merkenschlager, F. Über die Resistenz der Maiswurzel gegen Magnesiumsalze. Angew. Bot. 1929, Bd. 11, S. 269.

[2]) Hiltner, L., und Lang, F., Über die Wirkung verschieden starker Kunstdüngergaben auf gezüchtete und ungezüchtete Kartoffelsorten. Landw. Jahrb. f. Bayern, 1921, Bd. 11, S. 259.

der Fragen zu sehr in Fluß ist und beispielsweise das Thema der physiologisch sauren und physiologisch alkalischen Düngung noch zur Diskussion steht. Die Sekundärschäden des Chilesalpeters besitzen im allgemeinen nur mehr historisches Interesse neben den Sondervorzügen, die man dem Chilesalpeter nachrühmt. Sie wurden abgelöst von den Sekundärschäden des Kalkstickstoffs. Von beiden wird in einem anderen Abschnitt zu reden sein.

Zahlreiche Fälle von Stickstoffüberdüngung sind bei gärtnerischen Pflanzen bekannt geworden. Neben Fäkaldüngern und schwefelsaurem Ammoniak kommen im Gartenbau hauptsächlich Hornspäne und Harnstoff in Betracht. Von einer Reihe Pflanzen der *Begonia semperflorens* gab Sorauer einigen schwefelsaures Ammoniak im Überschuß. Vier Tage nach der Düngung wurden die jungen Triebe an ihrer Basis mißfarbig und begannen sich schlaff umzulegen. Die Blattränder fingen an, schmutzig grüne, später braun werdende und vertrocknete Stellen zu bekommen, die durch eine dunkler scheinende Übergangszone mit dem gesunden mittleren Blattgewebe verbunden waren. In der Sonne trat schnelleres Welken ein. Mark und Rinde erwiesen sich mit Kalkoxalatdrusen durchsetzt, deren Einzelkristalle nicht so scharf kantig wie bei den gesunden Exemplaren, sondern mehr knollig abgerundet waren. In den erkrankten Geweben fehlte die Stärke, und die Chlorophyllkörner wurden zu kleinen eckigen Körnchen reduziert. Die Gefäße waren häufig mit braunem körnigen Inhalt gefüllt, die Wandungen des gesamten Gewebes braun, der Inhalt der Blattepidermiszellen braunkörnig. Vor dem Zerfall der Chlorophyllkörner zeigten sich im Inhalt der Mesophyllzellen oftmals braune Tropfen.

Bei Begonien sowohl wie bei *Pelargonium zonale,* dessen Blätter sich ebenso verfärbten und leicht nach dem Vertrocknen abfielen, fand Sorauer[1]) an der Achse der erkrankten Pflanzen im Mark und der Jungrinde auffällig viel Kristalle von Kalkoxalat. Die Stengel der kranken Pelargonien zeigten durchgängig spärlichere und kleinere Stärkekörner; sie fehlten im Rindenparenchym fast ganz, während die nichtüberdüngten Pflanzen dieselben sehr reichlich besaßen.

Bei eben bewurzelten Pelargonienstecklingen, verursachte eine Chilesalpetergabe, die an und für sich klein war, aber durch ihre häufige Wiederholung verhängnisvoll wurde, zunächst ein äußerst üppiges Blattwachstum. Dann aber senkten sich die Blätter abwärts, und an der Achse entstanden stets dicht über dem Blattansatz, braune Faulstellen, die in kurzer Zeit den ganzen Stengel umfaßten. Darauf fielen die Blätter und die ganze oberirdische Achse starb bis auf einen kurzen Basalstumpf ab. Aus diesem begannen neue kümmerliche Triebe hervorzubrechen. Die Überdüngung zeigte ihre Symptome demnach nicht an der Basis der Achsen, sondern peripher an den Blättern.

Bei vergleichenden Kulturen mit Fuchsienstecklingen ergab eine fortgesetzte Düngung mit schwachen Gaben von schwefelsaurem Ammoniak eine merkliche Wachstumssteigerung und wesentliche Vergrößerung der Blätter; aber dieselben besaßen Epidermiszellen mit dünnerer Wandung und der Holzring der Zweige war schwächer ausgebildet. Stärkegehalt geringer, Chlorophyllgehalt größer,

---

[1]) Sorauer, P., Der Einfluß einseitiger Stickstoffdüngung. Zeitschrift f. Pflanzenkr. 1897, Bd. 7, S. 290.

Vegetationszeit verlängert. Nachdem die Fuchsien durch Überführung in ein Glashaus vor den Herbstfrösten geschützt worden waren, und Zeit gehabt hatten, ihre Entwicklung normal abzuschließen, verschwanden die Unterschiede gegenüber den ungedüngten Pflanzen, und die gedüngten hatten nunmehr den Vorteil der größeren Produktion für sich. Hier haben wir einen Erfolg, wie ihn die Landwirte namentlich bei den Futterrübenkulturen wahrnehmen. Die Wirkung der starken Stickstoffgaben macht sich in einer Verzögerung des Reifevorganges bemerkbar. Finden unsere Kulturen noch vor Eintritt der Frostperiode Zeit genug, ihren Entwicklungsgang abzuschließen, so daß die Blätter sich normal ausleben können, dann haben wir den gewünschten Vorteil der Düngung durch Erzielung größerer Substanzmengen mit normalem Reservestoffvorrat. Aber in der Regel verbieten die klimatischen Verhältnisse den Abschluß der Vegetation, und die Organe gelangen in unreifem Zustande in den Winter.

Der Nachteil, den das Einbringen ungenügend ausgereifter Organe in die Winterquartiere hat, ist bei den landwirtschaftlichen Ernteprodukten bereits hervorgehoben worden; sie besitzen größere Neigung zur Fäulnis.

Dasselbe Resultat zeigte ein vergleichender Düngungsversuch bei *Erica*. Rotblühende Arten entwickelten in den Versuchsreihen mit einseitiger Stickstoffdüngung weniger lebhaft rote, fast blaurote Blüten; ihr Habitus war schlaffer und der Blütenansatz spärlicher. Die gedüngten Exemplare litten im Winter so stark unter *Botrytis cinerea*, daß sie meist zugrunde gingen, während die nichtgedüngten Pflanzen derselben Sorten an demselben Standort schadlos durch den Winter kamen. Ein anderer Versuch, der den Einfluß hochkonzentrierter Lösung der gesamten Nährstoffe dartun sollte, wurde von Bluth[1]) ausgeführt. Die im zweiten Kulturjahr befindlichen Eriken erhielten in fortgesetzten Gaben Wagnersches Nährsalz in 1 $^0/_{00}$iger Lösung. Nach 10—12 Tagen trat dunklere Laubfärbung und stärkeres Wachstum ein; aber jetzt schon zeigten diese Pflanzen eine größere Empfindlichkeit gegen Sonnenwirkung und Trockenheit im Vergleich zu den vielen hundert ungedüngten Exemplaren derselben Sorte. Gewisse weiche Sorten (*Erica hiemalis, congesta* usw.) entwickelten ihre neuen Seitentriebe schlaffer und mannigfach verbogen. Hartnadelige Arten *(E. blanda mediterranea, verticillata, mammosa)* behielten zwar ihren aufrechten Habitus, aber der Knospenansatz war auffallend gering oder blieb ganz aus, während die Zweige weiter wuchsen. Auch hier starben die gedüngten Pflanzen während der Winterzeit durch *Botrytis* größtenteils ab. Bei anderweitig mit Hornspänen durchgeführten Düngungsversuchen konnte ebenfalls eine üppige Laubentwicklung auf Kosten des Blütenansatzes der Eriken festgestellt werden; aber es zeigte sich keine größere Hinfälligkeit der gedüngten Pflanzen während des Winters.

Nach den mehrfach gemachten Erfahrungen will Sorauer auch die sich häufenden Klagen über „Versagen der Maiblumen" bei der Treiberei auf Stickstoffüberdüngung zurückführen.

---

[1]) Bluth, A., Schädlicher Einfluß der Düngung bei Eriken. Zeitschr. f. Pflanzenkr. 1895, Bd. 5, S. 186.

Die Pflanzen wachsen bei Stickstoffdüngung üppiger und bestechen durch ihre sehr starken (meist blauspitzigen) „Keime" (Knospenkegel) den Käufer; aber die Blütenstände sind in der Anlage schwach. Solche Pflanzen lassen sich schwer treiben und geben häufig Blütentrauben, bei denen einzelne Glocken nicht zur Ausbildung kommen. Vergleichende Versuche von Koopmann[1]) lieferten sehr interessante Unterschiede bei der Treiberei. Bei Anzucht der Pflanzen mit Kainitdüngung entwickelten sich zuerst die Blütentrauben, und die Blätter folgten sehr langsam; dagegen war durch Ammoniakdüngung die Vegetation so üppig, daß die Blütentrauben ganz im Laub versteckt saßen.

Eine weitere schädliche Wirkung konnte bei Rosen festgestellt werden. Es liegen Beobachtungen vor, daß Teerosen, darunter *Maréchal Niel* und *Nyphetos*, in den Glashäusern nach starker Düngung ihre Knospen abwarfen oder an der Übergangsstelle des Kelchbechers in den Blütenstiel abfaulen ließen. Ein Verpflanzen von eingesandten kranken Topfexemplaren in eine sandige, nährstoffarme Erde hatte zur Folge, daß im nächsten Jahr sich normale Blumen entwickelten. Ähnliche Fäulniserscheinungen beobachtete Sorauer bei Bourbon- und Remontantrosen im freien Lande nach Fäkaldüngung. Hier hatte das Unterhacken von Gips ein allmähliches Nachlassen der Krankheit zur Folge. In der Mehrzahl der Fälle heilt das Umsetzen der Pflanzen in reinen Sand oder sehr sandige Lauberde das Übel.

Otto[2]) fand bei seinen Versuchen mit doppelter Stickstoffdüngung sehr verschiedene Resultate. Salat gab die höchsten Erträge damit, sobald aber viel Wasser zugesetzt wurde, wurde das Wachstum ungünstig beeinflußt. Kohlrabi lieferte bei einfacher normaler Düngung die besten Erträge, ungedüngte und mit doppeltem Stickstoff beschickte Pflanzen waren ungefähr gleich, die letzteren mit viel Wasser blieben zurück. Dasselbe Resultat des Rückganges bei starker Wassergabe zeigte sich bei einseitiger Kali- oder Phosphorsäuredüngung.

Eine Stickstoffüberdüngung kann den Chemismus bei Kulturpflanzen in unerwünschtem Sinne verschieben. Pagnoul analysierte drei Rüben, von denen die erste (*H*) mit einer Lösung von Natronsalpeter, die zweite (*J*) mit schwefelsaurem Ammon mehrmals begossen wurde, während die dritte (*K*) eine gleichzeitig geerntete, normale Rübe darstellte.

Es betrug

	H	*J*	*K*
Das Erntegewicht	4145 g	2670 g	785 g
Saftdichtigkeit	1,026	1,040	1,046
Zuckerprozent der Rübensubstanz .	3,9	6,3	8,3
Kohlensäure und Chlorkalien auf 100 Teile Rübensubstanz	1,991	0,924	0,814
es kommen davon auf 100 Zucker .	28,0	14,6	9,8

[1]) Koopmann, Ungünstige Dungwirkung bei Maiblumen. Handelbl. f. d. Deutschen Gartenb. 1894, Nr. 10, Ref. i. Zeitschr. f. Pflanzenkr. 1894, Bd. 4, S. 314.

[2]) Otto, R., Versuche über Beeinflussung der Kopf- und Knollenausbildung bei Gemüsearten. Gartenflora 1908, Bd. 57, S. 128.

Man sieht, daß die Erntequantität an Frischsubstanz durch die Stickstoffdüngung um 3,5—5,0 mal so hoch geworden war als bei normaler Kultur, aber der Zuckergehalt auf die Hälfte gesunken ist. Besonders interessant ist der Vergleich der Wirkung des Salpeter-Stickstoffs mit dem Ammoniakstickstoff. Daß letzterer einen bedeutend größeren Ammoniakgehalt in der Rübensubstanz veranlaßt, ist bereits erwähnt worden.

Spätere Versuche von Müller-Thurgau[1]) ergaben, daß die Stickstoffpflanzen eine erhöhte Atmung haben, was wohl die Folge einer erhöhten Umwandlung von Rohrzucker in direkt reduzierenden sein dürfte. Es enthielten je 6 Rüben im Durchschnitt

	Direkt reduzierenden Zucker	Rohrzucker
die stickstoffreichen	0,34%	8,27%
die stickstoffarmen	0,04%	14,39%

Eine Vorstellung über die Vorgänge, die sich bei überreichen Stickstoffgaben einleiten, erhalten wir durch die Angaben von Pfeiffer-Wendessen[2]), welcher der Ansicht ist, daß allerdings der Stickstoff zu Eiweiß umgearbeitet werde, daß derselbe aber in Verbindung mit Kalk in Asparagin, Glutamin und entsprechende organische Säuren zersetzt wird, und daß diese mit Kalk lösliche Salze bilden, die sich in der Melasse wiederfinden. Schultze bezeichnet auch die nicht vollständig verarbeiteten intermediären Stickstoffverbindungen als wesentliche Melassebildner, welche die Kristallisation des Zuckers beeinträchtigen. Wie bei der Fabrikation dürften auch in der Pflanze selbst die genannten Verbindungen das Niederschlagen des Zuckers verhindern, so daß sich dadurch der Zustand der Unreife und Zuckerarmut der überdüngten Rüben erklären ließe. Außer der Verzögerung der Reife kommt noch die geringe Haltbarkeit der Rüben in den Mieten in Betracht. Phosphorsäure wirkt qualitätsverbessernd; der Saft von Rüben, die sogar mit Phosphorsäure überdüngt waren, und schlecht polarisierten, zeigte aber doch die wenigsten die Kristallisation des Zuckers verhindernden Bestandteile.

Strohmer und Fallada[3]) fanden, daß durch einseitig gesteigerte Stickstoffzufuhr das Frisch- und Trockengewicht der Blätter stärker gesteigert wird, als das der Wurzeln (vgl. das gegenteilige Verhalten bei Stickstoffmangel); der prozentuale Zuckergehalt wird gleichzeitig herabgesetzt.

Die Folgen überreicher Stickstoffzufuhr bei den Kartoffeln sind mit den bei den Rüben gefundenen gleichsinnig. Die Resultate, welche Müller-Thurgau[1]) erhalten, lassen sich für beide Feldfrüchte dahin zusammenfassen, daß bei reichlicher Stickstoffnahrung eine stärkere Entwicklung der Blattflächen und ein

[1]) Müller-Thurgau, 3. Jahresber. d. pflanzenphys. Lab. d. Versuchsanst. Wädenswil-Zürich 1894, S. 52.

[2]) Pfeiffer-Wendessen, Ber. ü. d. Generalvers. d. Landw. Zentralver. f. d. Herzogt. Braunschweig. Bl. f. Zuckerrübenb. 1896, Bd. 3, Nr. 8.

[3]) Strohmer, F., und Fallada, O., Einfluß starker Stickstoffdüngung auf die Beschaffenheit der Zuckerrübe. Österr. Ungar. Zeitschr. f. Zuckerind. u. Landw. 1909, Bd. 6, S. 727.

größerer Chlorophyllgehalt sich einstellen. Damit verbunden aber ist eine Erschwerung der Stärkebildung und schnellere Auflösung derselben in den Blättern sowie verminderte Speicherung in den Reservestoffbehältern. Die Organe zeigen größeren Glykosegehalt, raschere Lösung der Reservestoffe, ausgiebigeren Umsatz der Stickstoffverbindungen, erhöhte Atmung und gesteigertes Wachstum. Mit dem geringeren Vorrat an Reservestoffen und der schnelleren Veratmung derselben wird auch die geringere Haltbarkeit der Knollen in den Mieten zusammenhängen. Aber der Stickstoffüberschuß wirkt direkt auch fäulnisfördernd, während phosphorsaurer Kalk das Gegenteil hervorruft. Fäulnisbegünstigungen infolge Stickstoffüberdüngung sind auch für Obstgewächse bekannt (Sorauer). Nicht selten sind Berichte, wonach Stickstoffüberdüngung die Krankheitsanfälligkeit erhöht. Spinks[1]) fand, daß einseitige Stickstoffdüngung den Weizen empfindlich gegen Pilze machte. Überdüngte Apfelbäume sollen stärker unter der Blutlaus leiden.[2]) Lebhaft umstritten ist die Frage, ob ein Einfluß einer Stickstoffüberdüngung auf den Erbgang besteht. Während einerseits behauptet wird, daß die Qualität der Nachkommen leide, widerspricht Wilfarth[3]) auf Grund seiner Versuche dieser Ansicht.

Fälle von Sekundärschäden der mineralischen Düngung („Beistoffe")

Gelegentlich kommen Düngerkalke zur Anwendung, welche durch ihren Gehalt an Schwefeleisen pflanzenschädlich wirken, worauf zuerst O. Loew[4]) hinwies: „Das Schwefeleisen wird oft eingehüllt in gleichzeitige Ablagerungen von feinverteiltem kohlensauren Kalk (Wiesenkalk) und kann so auffallend lange vor Oxydation geschützt werden, auch nachdem der in Frage stehende nasse Boden trocken geworden ist. Wird nun ein solcher feinverteilter, Schwefeleisen enthaltender Wiesenkalk zur Kalkung von Feldern benutzt, so können sehr erhebliche Schädigungen der jungen Pflanzen angerichtet werden. Einen solchen Fall habe ich selbst in der Nähe Münchens beobachtet. Einem Landwirt war es rätselhaft, daß die Kalkung mit einem Wiesenkalk aus einer bestimmten Quelle soviel Unheil an seinen Saaten ausüben konnte. Die Prüfung dieses Wiesenkalkes ergab einen Gehalt von Schwefeleisen und dieses wurde die Quelle von Schwefelwasserstoff im Boden. Wahrscheinlich war dieser Vorgang gerade an der Oberfläche der Pflanzenwurzeln recht lebhaft, da diese eine saure Flüssigkeit ausscheidet, welche natürlich das Schwefeleisen unter Schwefelwasserstoffbildung zersetzt."

Mit der Kalidüngung in Form des Kainits gelangen Nebensalze ins Nährsubstrat, welche unter Umständen depressiv wirken können. Unter diesen Bei-

---

[1]) Spinks, G. T., Umstände, welche die Empfänglichkeit von Pflanzen für Krankheiten beeinflussen. Journ. Agric. Science 1913, Bd. 5, S. 231, Ref. i. Zentralbl. f. Agrik. Chem. 1914, Bd. 43, S. 421.

[2]) 5. Jahresbericht der Großherzogl. Obstbauschule Friedberg i. d. W.

[3]) Wilfarth, H. W., Wirkt eine Stickstoffdüngung der Samenrüben schädlich? Zeitschr. d. Ver. d. Zuckerindustrie 1900, Bd. 50, S. 59.

[4]) Loew, O., Über Schädigungen der Pflanzen durch Schwefelwasserstoff. Landw. Fachpresse f. d. Tschechoslowakei 1924, Bd. 2, S. 11.

düngern spielt namentlich das Kochsalz und das Chlormagnesium eine Rolle. Die einzelnen Arten verhalten sich sehr verschieden zum Kochsalz. Die Zuckerrüben nehmen es dankbar an, die Kartoffeln sind empfindlich.[1]) Allerdings sind auch Fälle beschrieben, in denen Reinheitsquotient und Zuckergehalt der Rüben zurückgehen bei Steigerung der Trockensubstanz. Nach Versuchen von Schneidewind und Ringleben[2]) zeigte sich der Kainit dem Chlorkalium und dem schwefelsauren Kalium bei Kleegrasgemisch, Hafer, Zuckerrüben und Kartoffeln überlegen, wenn gleichzeitig ausreichende Mengen von kohlensaurem Kalk vorhanden waren. Fehlten diese, dann trat der entgegengesetzte Fall ein. Bei den Kartoffeln bewirken die Chloride eine Stärkedepression und eine Erhöhung des Wassergehaltes. Dieser von Sjollema[3]) 1901 beschriebene, interessante Stoffwechselmodus ist unterdessen überaus häufig beobachtet und beschrieben worden. Merkenschlager[4]), Schwarz und Klinkowski[5]) gaben dieser Erscheinung eine pflanzengeographische Deutung. Versuche über den Einfluß chlorhaltiger Düngemittel auf die Entwicklung der Forstkulturpflanzen in Halstenbeck zeigten, daß Nadelhölzer, vor allem Kiefer und Fichte, sehr empfindlich, Laubhölzer dagegen weniger empfindlich waren.[6])

Die Perchloratvergiftung als Begleitfall von Chilesalpeterdüngung hat heute nur noch geringes Interesse. Früher waren diese Fälle wichtige phytopathologische Erscheinungen (Jungner und Gerlach[7])).

Gelegentlich war im Chilesalpeter auch das Auftreten von freiem Jod beobachtet worden. Die Jodide wirken auf die verschiedenen Arten verschieden stark giftig.[8]) [9]) [10])

Sekundärschäden beim Kalkstickstoff können entstehen durch die scharf

---

[1]) Anonymus, Neuere Erfahrungen über die Düngung der Zuckerrübe. Bl. f. Zuckerrübenbau 1905, Bd. 12, S. 89.

[2]) Schneidewind, W., und Ringleben, O., Die Wirkung der Kalirohsalze und der reinen Kalisalze bei verschiedenen Kalkformen. Landw. Jahrb. 1904, Bd. 33, S. 353.

[3]) Sjollema, B., Über den Einfluß von Chlor und anderen in den Staßfurter Rohsalzen vorkommenden Verbindungen auf die Zusammensetzung und den Ertrag der Kartoffeln. Journ. f. Landw. 1899, Bd. 47, S. 305.

[4]) Merkenschlager, F., Geographie und Ökologie der Kartoffel. Arb. der B.R.A. 1929, Bd. 17, S. 248.

[5]) Schwarz, O., und Klinkowski, M., Kartoffel und Luzerne. Arb. d. B.R.A. 1931, Bd. 19, S. 173.

[6]) Manshard, E., Fichtenschädigungen durch chlorhaltige Düngemittel. Forstarchiv, 1931, Bd. 7, S. 217.

[7]) Jungner und Gerlach, Versuche mit Kaliumperchlorat. Jahresber. d. Landw. Versuchsst. Jersitz-Posen, 1897/98, S. 29.

[8]) Dafert, F., und Halla, A., Über das Auftreten von freiem Jod im Chilesalpeter. Zeitschr. f. d. Landw. Versuchsw. Österreich, 1901, Bd. 4, S. 732.

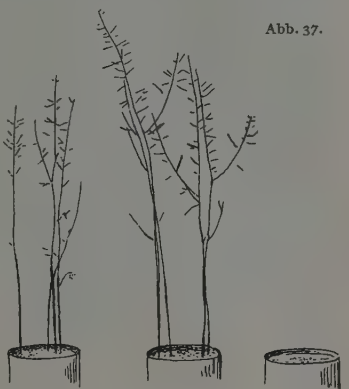
[9]) Voelcker, J. A., Über den Einfluß von Mangansalzen sowie von Jodiden und Oxyden von Mangan, Kali, Natrium und Lithium auf Gerste und Weizen. Journ. Roy. Agric. Soc. of England, 1900, Bd. 64, S. 328 und Bd. 65, S. 288, zit. in Zentralbl. f. Agric. Chem. 1925, Bd. 54, S. 715.

[10]) Scharrer, K., und Schropp, W., Weitere Untersuchungen über die Wirkung steigender Jodmengen in Form von Jodid-, Jodat- und Perjodat-ion sowie elementarem Jod auf die Keimung und die erste Jugendentwicklung verschiedener Kulturpflanzen. Biochem. Zeitschr. 1931, Bd. 239, S. 74.

alkalische Reaktion dieses Düngemittels und durch die Anreicherung giftiger Zwischenformen, wie es besonders beim Dicyandiamid der Fall ist. Die Häufung ungünstiger Fälle hängt von der Zeit der Düngung, vom Bodencharakter und vom Art-(Rassen-)charakter der Pflanze ab (Abb. 37).

Der Senf zeigt eine größere Empfindlichkeit gegen Cyanamid; auf demselben Sandboden, auf welchem der Buchweizen eine höhere Ernte erzielte, wurde der Senf durch das Cyanamid vergiftet.[1]) Die Phytopathologie nutzt die Kalkstickstoffempfindlichkeit der Kruziferen als Angriffspunkt der Unkrautbekämpfung (Hederichbekämpfung) aus.

Abb. 37.



Cyanamid auf Sandboden zu Senf. Nach Prianischnikow.

Überdosierung von pflanzlichen Heilmitteln

(Mangan, Kupfer, Bor)

Seitdem die außerordentliche Wichtigkeit der Mangantherapie zur Heilung der Dörrfleckenkrankheit des Hafers, der Bortherapie zur Heilung der Herz- und Trockenfäule der Rüben und des Kupfers zur Heilung der Urbarmachungskrankheiten erkannt ist, muß die Phytopathologie verstärktes Augenmerk auf die Gefahren von Überdosierungen richten. Die Phytopathologie muß stets im Auge behalten, daß die geringste Überschreitung des Schwellenwertes zu schroffen Rückschlägen führen muß, und daß die Wirksamkeit genannter Stoffe in hohem Grade artspezifisch ist.

Rippel[2]) ist der Ansicht, daß Manganüberdosierungen chlorotische Erscheinungen hervorrufen, er betont indessen auch die spezifische Mangantoleranz der Arten. Der Apfelbaum führt kein Mangan, die Eberesche viel. Schadbilder an Senfblättern, welche mit Mangansulfat bepinselt wurden, beschrieb E. Hiltner.

Die Symptome von Borüberdosierungen bei Mais haben Skinner, Brown und Reid[3]) beschrieben. Junge durch Bor beschädigte Pflanzen sind heller in der Farbe und zuweilen sind sie vollständig ausgebleicht. Die Verhinderung der Chlorophyllausbildung kann auf die gleichen Ursachen zurückzuführen sein, wie bei einem Überschuß von Kalzium- oder Manganverbindungen. Schädliche Borgaben verursachten Spitzenbräune, in noch stärkeren Konzentrationen erfolgt ein Welken zuerst der älteren Blätter und dann der ganzen Pflanze. Borvergiftung zeigt sich am Blattwerk auch durch ein bandförmiges Ausbleichen des Chlorophylls der Blätter, besonders charakteristisch an den Blatträndern

---

[1]) Merkenschlager, F., Sinapis. Eine Kulturpflanze und ein Unkraut. Landw. Jahrb. f. Bayern, 1924, Bd. 14, S. 207.

[2]) Rippel, A., Über die durch Mangan verursachte Eisenchlorose bei grünen Planzen. Biochem. Zeitschr. 1923, Bd. 140, S. 315.

[3]) Skinner, J. J., Brown, B. E. und Reid, F. R., The effect of borax on the growth and yield of crops. U. S. Dep. Agric. 1923. Dep. Bull. 1126, S. 10.

Abb. 38. Symptome von Borvergiftung von Lupinus.

(Abb. 38). Die äußersten Spitzen werden oft abgetötet, nicht aber der Blattrand. Bei geringer Schädigung sind die Blätter dunkelgrün gefärbt, um später wieder ihre normale Farbe anzunehmen. Die Versuche der genannten Autoren zeigen, daß die Kartoffel eine größere Bormenge ertragen kann als Mais oder Bohnen, die durch verhältnismäßig geringe Bormengen geschädigt werden.

Schon 1876 hatte Peligot[1]) die toxische Wirkung des Bors auf Pflanzen beschrieben. Er beobachtete ein Vergilben der Blätter bei Bohnen und berichtete, daß vielfach die gelben Blätter sich von den Pflanzen ablösten.

Die Metallionen der Kupfergruppe gehören zu den giftigsten Stoffen, die man kennt. Nach Skinner[2]) werden Weizenkeimlinge in Kupfersulfat noch in einer Verdünnung von 1 : 700 Millionen geschädigt. Es hängt von der Absorptionskraft des Bodens und vom Vorhandensein antagonistischer Ionen (Aluminium, Scücs)[3]) ab, wann die Schwellenwerte erreicht sind. Ausschlaggebend ist auch hier der Artcharakter der Pflanze. Stoklasa[4]) gab beispielsweise 0,02—0,2 mg Kupfersulfat zur Nährlösung bei Weizen, Salat und Erbse und beobachtete ein besonders reiches Wurzelwachstum. Unter Umständen vermag die Kupferung einen hohen Reiz auszuüben, wie man aus Erfahrungen mit der Kupferkalkbrühe schon lange weiß. Eine besondere Bedeutung hat die Frage der Kupfervergiftung naturgemäß in solchen Kulturen, bei denen regelmäßig mit Kupferkalkbrühe gespritzt wird. Eine Schädigung der Pflanzen hat sich weder in der Praxis noch bei zeitlichen Versuchen bisher nachweisen lassen.

II. Spezielle nichtparasitäre Phytopathologie

Störungen des ökologischen Gleichgewichts („Kalkfeindliche" Pflanzen; „Säurefeindliche" Pflanzen).

Einzeldarstellungen spezieller Pathologie. Die Herz- und Trockenfäule der Rübe (Mergelkrankheit). Die Dörrfleckenkrankheit des Hafers. Die Weißährigkeit der Gräser. Die Urbarmachungskrankheit.

Degenerative Ernährungsstörungen.

---

[1]) Peligot, E., Compt. rend. Acad. Sciences Paris, 1876 A. 83. S. 686.

[2]) Skinner, W., Journ. Americ. Chem. Soc. *28*, 361.

[3]) Scücs, J., siehe Czapek, Biochemie der Pflanze Bd. I, 2. Aufl. S. 179.

[4]) Stoklasa, J., Über die Verbreitung des Aluminiums in der Natur, Fischer, Jena 1922, S. 320.

Störungen des ökologischen Gleichgewichts

„Kalkfeindliche" Pflanzen

Kalkfeindliche und säurefeindliche Pflanzen sind hochspezialisierte auf verschiedene ökologische Unterlagen hin organisierte Formen. Kalkfeindlichkeit und Säurefeindlichkeit sind also durchaus nicht etwa eine unvollkommene Organisation wie man zunächst annehmen möchte, sondern im Gegenteil, es sind lediglich Einbußen zugunsten einer hohen Anpassung an ökologische Bedingungen anderer Art. Lange hat man geglaubt, die „Säure" schüfe ein Milieu, von dem man die Pflanze befreien müßte, während doch für manche Arten gerade die Anpassung an das saure Milieu die beste Waffe im Konkurrenzkampf der Pflanzenwelt darstellt. Vom Jahre 1836, in dem Unger[1]) die Flora Tirols in kalkstete und schieferstete einteilte, erregte die Kalkfeindlichkeit der Gewächse das Interesse der Botanik bis zum heutigen Tag. Unger war der Begründer der physikalischen Theorie, die bis in die letzten Jahre ihre Anhänger fand: „Tonschiefer und die homologen Feldspatarten, wie Glimmerschiefer, Chloritschiefer, Hornblende, Gneis, Granit und dergleichen, scheinen mehr durch ihre physikalischen Eigenschaften auf die Pflanze zu wirken."

Sendtner[2]), dem wir die erste Darstellung der bayerisch-böhmischen Urgebirgsflora verdanken, ersetzte 1854 die Bezeichnung kieselstet durch „kalkfeindlich", Milde[3]) taufte das Wort in kalkscheu und seit Contejean[4]) (1881) haben sich auch die Bezeichnungen „kalkhold" und „kieselhold" eingeführt. Ein unbedingter Anhänger der physikalischen Theorie der Kalk- und Kieselstetigkeit der Gewächse war Thurmann[5]), der seine „hygrophilen" und „xerophilen" Pflanzen mit den beiden Gruppen zur Deckung bringen wollte. Auf der 32. Versammlung deutscher Ärzte[6]) und Naturforscher im Jahre 1854 schien die physikalische Theorie so fest zu stehen, daß nur eine Stimme dagegen laut wurde. Erst um 1880 brach sich die chemische Theorie der Kalkfeindlichkeit Bahn. Die geschichtliche Entwicklung der chemischen Theorie bewegte sich in zwei Hauptströmungen. Die von v. Mohl[7]) (1845) ausgesprochene Vermutung, daß eine unmittelbare Empfindlichkeit gegen das Element Kalzium vorliege, findet sich modifiziert bei Sendtner[2]), Kerner[8]), Correns.[9]) Als Alkaliempfindlichkeit wird Kalkfeindlichkeit 1900 von Roux gedeutet. Später schloß sich

---

[1]) Unger, P., Über den Einfluß des Bodens auf die Verteilung der Gewächse, nachgewiesen in der Vegetation des nordöstlichen Tirols. Wien 1836.

[2]) Sendtner, Die Vegetationsverhältnisse Südbayerns. 1845.

[3]) Milde, J., Übersicht über die schlesische Laubmoosflora. Bot. Ztg. 1861, Bd. 19, Anhang.

[4]) Contejean, Ch., Géographique botanique. Paris 1881.

[5]) Thurmann, J., Essai phytostatique appliqué à la chaine du Jura. Bern 1849.

[6]) Mevius, W., Das Problem der Kalkfeindlichkeit der Pflanzen. Naturwiss. Monatshefte f. d. biol., chem. u. naturwiss. Unterricht. 1929, Bd. 26, Heft 4.

[7]) Mohl, v. H., Über den Einfluß des Bodens auf die Verteilung der Alpenpflanzen. Verm. Schriften, Bot. Inst. Tübingen 1845, S. 415.

[8]) Kerner, A., Über das sporadische Vorkommen sogenannter Schieferpflanzen im Kalkgebirge. Verh. d. k. k. zool. bot. Ges. Wien, 1863, Bd. 13, S. 245.

[9]) Correns, C., Zur Physiologie von Drosera rotundifolia. Bot. Ztg. 1896, Bd. 54, S. 26.

O. Loew[1]) der These an, daß durch die alkalische Reaktion eine Neutralisation der Wurzelausscheidungen vollzogen werde, so daß die Pflanzen Eisen und Phosphorsäure nicht mehr aufschließen können. Die Kalkfeindlichkeit der Torfmoose hat auch Paul[2]) als Alkaliempfindlichkeit gedeutet. Daß bei der Kalkfeindlichkeit der Lupine ein Komplex vorliegt, in den auch die allgemeine Salzempfindlichkeit dieser Pflanze und ihre Empfindlichkeit gegen stärkere Dosierungen gebundenen Stickstoffes einbezogen ist, haben Boas und Merkenschlager[3]) hervorgehoben.

Im Zusammenhang mit der Hypothese der allgemeinen Alkaliempfindlichkeit kalkfeindlicher Gewächse stehen die Deutungen der krankhaften Erscheinungen als Mangelerscheinungen. So findet sich frühzeitig in der Literatur die Vermutung, daß das Eisen in alkalischen Medien festgelegt werde (Luedecke[4])). Die Hilfshypothese, daß auf Kalkböden ein sekundärer Kalimangel durch Hemmung der Kaliaufnahme eintrete (Fliche und Grandeau[5]), Euler 1909[6]), Ehrenberg 1919[7]), Fischer 1923[8])), in modifizierter Form Hansteen-Cranner[9]) (siehe, Abschnitt Kalimangel), erwies sich nicht als fruchtbar. Büsgen[10]) fand keine geringeren Kalimengen in kalkfeindlichen Arten (Heide, Fingerhut, Ginster), welche auf Kalkböden wuchsen und wiederholt wurde festgestellt, daß Kalimangel niemals die Erscheinungen der Kalkchlorose hervorruft (Gile und Carrero, Mevius, Reed und Haas[11])). Neuerdings hat H. Bortels[12]) der alten Theorie des sekundären Eisenmangels eine neue Fassung gegeben. Danach sind es vor allem die Biokatalysatoren, welche festgelegt werden. Sowohl in der alten Eisen-Festlegungstheorie wie in ihrer neuen Fassung und Ergänzung durch

[1]) Loew, O., Über die Bedeutung des Kalkes für die Ernährung der Pflanzen, Tiere und Menschen. Naturwiss. Zeitschr. f. Land- u. Forstwirtsch. 1918, Bd. 16, S. 309.

[2]) Paul, H., Zur Kalkfeindlichkeitsfrage der Torfmoose. Ber. d. D. Bot. Ges. 1906, Bd. 24, S. 148.

Paul, H., Die Kalkempfindlichkeit der Sphagna. Mitt. d. Bayer. Moorkulturvers.-Stat. 1908, Bd. 2, S. 63.

[3]) Boas, F., und Merkenschlager, F., Die Lupine als Objekt der Pflanzenforschung. Parey, Berlin 1923, S. 82.

[4]) Luedecke, Über das Gelbwerden der Weinstöcke. Zeitschr. f. d. Landw. Ver. d. Großherz. Hessen. 1892, Bd. 62, S. 333.

[5]) Fliche, P., und Grandeau, L., De l'influence de la composition chimique du sol sur la végétation du pin maritime. Ann. de chimie et de physique 1873, 4. ser. Tome 29, S. 383.

Fliche, P., und Grandeau, L., De l'influence de la composition du sol sur la végétation du châtaigner. Ann. de chimie et de physique 1874, 5. sér. Tome 2, S. 354.

[6]) Euler, H., Grundlagen und Ergebnisse der Pflanzenchemie Bd. II. Braunschweig 1909.

[7]) Ehrenberg, P., Das Kalk-Kaligesetz. Landw. Jahrb. 1919, Bd. 54, S. 1.

[8]) Fischer, W., Zur Frage der Kalkempfindlichkeit unserer Kulturpflanzen und ihrer Behebung durch Kali. Landw. Jahrb. 1923, Bd. 58, S. 1.

[9]) Hansteen-Cranner, B., Beiträge zur Biochemie und Physiologie der Zellwand und der plasmatischen Grenzschichten. Ber. d. D. Bot. Ges. 1919, Bd. 37, S. 390.

[10]) Büsgen, M., Demonstration von Pflanzen von *Digitalis purpurea* und *Sarothamnus scoparius*, die in vergleichenden Kulturen auf Muschelkalk und Sand gezogen wurden. Angew. Bot. 1913, Bd. 11, S. 53.

[11]) Mevius, W., Das Problem der Kalkfeindlichkeit der Pflanzen. Naturwiss. Monatshefte f. d. biol. chem. und naturwiss. Unterr. 1929, Bd. 26, Heft 4.

[12]) Bortels, H., Biokatalyse und Reaktionsempfindlichkeit bei niederen und höheren Pflanzen. Angew. Bot. 1929, Bd. 11, S. 285.

Bortels sind Teilvorgänge richtig erkannt. Bortels hat außerdem die Verknüpfung dieser Teilvorgänge mit den Forschungsergebnissen vollzogen, welche sich über die Beziehungen zwischen Bodenreaktion und Pflanzenwachstum in den letzten Jahren angehäuft hatten. Seit 1916 begann die Bedeutung der Bodenreaktion für alle Pflanzen, nicht nur für die kalkfeindlichen, mehr und mehr hervorzutreten. Mit den Arbeiten von Olsen[1]) und Arrhenius[2]) nahm die neue Forschungsweise eine stürmische Entwicklung an, und ihre Ergebnisse wurden zeitweise stark überschätzt. Es ist heute zwar nicht mehr zu bezweifeln, daß zwischen der Kalkfeindlichkeit von Pflanzen und ihren Ansprüchen an die Reaktion des Bodens enge Beziehungen bestehen, aber die Reaktionsgrenzen, in denen die Pflanzen gesund zu wachsen vermögen, sind durchaus nicht starr. Es sind Fälle genug bekannt, in denen die gelbe Lupine, eine ausgesprochen kalkfeindliche

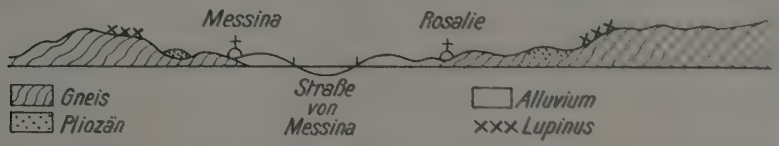


Abb. 39. Kalkfeindliche Pflanzen und ihre natürlichen Standorte. Die gelbe Lupine wurde auf dem kalabrischen Apennin, der saure Urgesteinsverwitterungsböden liefert, gefunden. Nach Merkenschlager

Art, auf alkalischen Böden wächst, ohne chlorotisch zu werden. Diese Ausnahmen stehen im sichtbaren Zusammenhang mit guten Assimilationsbedingungen, so daß Merkenschlager[3]) 1921 die von ihm gefundene Anhäufung von Eiweißspaltprodukten (Aminosäuren, Ammoniak) in „Kalklupinen" als kriseverschärfend und die Schaffung von Kohlehydraten als heilend bezeichnete. Prianischnikow[4]) gelangte 1922 zu ähnlichen Schlüssen, doch ist heute zuzugeben, daß in den erwähnten Untersuchungen nur Symptome sekundärer Natur erfaßt wurden, und daß die Ausnahmen von der Alkaliempfindlichkeit eben doch die Regel bestätigen. Mevius[5]) konnte zeigen, daß die Reaktionsgrenzen für säureliebende Gewächse sich um so mehr nach der alkalischen Seite hin verschieben dürfen, je kleiner die Salzkonzentration der Nährlösung ist. Damit erscheint die Salzempfindlichkeit mancher Arten in neuem Lichte. Die Reaktion (pH-Zahl) einer Lösung ist nach Mevius mitbestimmend für die Permeabilität und damit für die Salzaufnahme. Wenn kalkfeindliche Gewächse auf Kalkböden abgedrängt werden, verändert sich die selektive Permeabilität weitgehend. In leichteren Fällen werden die einzelnen

[1]) Olsen, C., Studies on the H-concentration of the soil and its significance to the vegetation, specially to the natural distributions of plants. C. R. des traveaux du Lab. Carlsberg, 1923, Bd. 15, Heft 1.

[2]) Arrhenius, O., Bodenreaktion und Pflanzenleben mit spezieller Berücksichtigung des Kalkbedarfs für die Pflanzenproduktion. Leipzig 1922.

[3]) Merkenschlager, F., Zur Frage der Kalkempfindlichkeit der Lupine. Fühlings Landw. Zeitg. 1921, Bd. 70, S. 23.

[4]) Prianischnikow, N. D., Das Ammoniak als Anfangs- und Endprodukt des Stickstoffumsatzes in den Pflanzen. Landw. Versuchsstat. 1922, Bd. 99, S. 286.

[5]) Mevius, W., Das Problem der Kalkfeindlichkeit der Pflanzen. Naturwiss. Monatshefte f. d. biol. chem. und naturwiss. Unterricht. 1929, Bd. 26, Heft 4.

Ionen nicht in den für die Pflanze günstigen Mengenverhältnissen aufgenommen, in schwereren Fällen kommt es bei stark erhöhter Permeabilität zu einer schädlichen Überschwemmung des Protoplasten und bei weiteren Permeabilitätsstörungen sogar zu einem Austritt von Zellinhaltsstoffen ins Nährmedium.

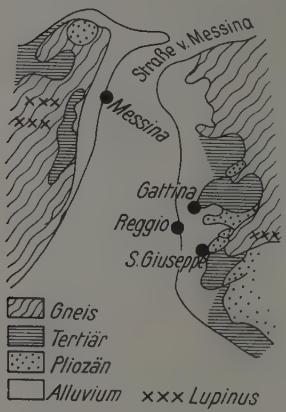


Abb. 40. Nach Merkenschlager.

Die von Boas und Merkenschlager[1]) ausgesprochene Vermutung, daß die Kalkempfindlichkeit eine Kationenempfindlichkeit ist, wurde neuerdings von R. Reincke[2]) wieder aufgegriffen.

Zu den kalkfeindlichen Pflanzen rechnet man die Edelkastanie, die gelbe und (weniger) die blaue Lupine, den Lein, die Serradella, den Buchweizen, den Ackerspörgel, den Roggen und andere Arten. Die Ökologie der Urlandschaften der genannten Arten ist noch nicht erschöpfend studiert. Wenn auch jede Form in Entwicklung begriffen ist, so geben doch Studien an natürlichen Standorten Hinweise auf die physiologische Richtung der untersuchten Arten. Merkenschlager[3]) hat die gelbe Lupine auf ihren natürlichen Standorten aufgesucht und sie ausschließlich im Bereich von Urgesteinsverwitterungsböden saurer Reaktion gefunden.

„Säurefeindliche" Pflanzen

Die Gruppe der säurefeindlichen Pflanzen deckt sich zwar in unseren Breiten weitgehend mit der Gruppe der Kalkpflanzen, aber sie ist keinesfalls mit ihr identisch. In unseren Breiten ist der Kalkboden oder der gekalkte Boden eben der Träger der den säurefeindlichen Pflanzen zusagenden Reaktion. Die kalkarmen Landschaften werden im humiden Klima der Versauerung zugeführt, wenn auch diese Versauerung in unseren Breiten viel älter ist, als man noch vor Kurzem glaubte.

Die überaus säurefeindliche Zuckerrübe ist durchaus keine Kalkpflanze im mitteleuropäischen Sinn. Gerade die kalkigen Sedimente der geologischen Formationen rufen die stärksten Vitalitätseinbußen hervor, ihre schärfste Degenerationsform (Herz- und Trockenfäule) wird in Süddeutschland gerade als „Mergelkrankheit" bezeichnet. Die Kalkdüngung ist und bleibt praktisch der Wegbereiter des Zuckerrübenbaus auf ursprünglich sauren Böden, aber es ist die Reaktionsverschiebung zugunsten des physiologischen Artcharakters der Zuckerrübe, welche dieser Pflanze den Weg ebnet. Der Artcharakter der Zuckerrübe ist ein typisches Erbe von Hochzuchten des Meeresstrandes. Die Familie

[1]) Boas, F., und Merkenschlager, F., Die Lupine als Objekt der Pflanzenforschung. Berlin 1923.

[2]) Reincke, R., Die Kalkempfindlichkeit der gelben Lupine und der Anteil der Knöllchenbakterien an der Erkrankung. Diss. Breslau 1927.

[3]) Merkenschlager, F., Die Lupine und ihre Landschaft. Datterer, Freising 1928.

der salzliebenden Chenopodiaceen, denen die *Beta*-Rübe angehört, erfuhr das Werden ihres Artbildes pflanzengeschichtlich in den Gestaden austrocknender Meere, viele Charakterzüge weisen auf diese Zeit zurück. Das Meerwasser reagiert alkalisch (pH 8,2), auch die Strandpflanzen sind im allgemeinen Pflanzen einer alkalischen Reaktion. Auch die Luzerne ist keine Kalkpflanze im ursprünglichen Sinn. Sie ist eine klimatische, eine aride Prägung. Das Kontinentalklima prägte ihr Artbild. Ihre Kalkfreudigkeit in unseren Breiten ist sekundär und vorgetäuscht. Mit demselben Recht könnte man die Pflanze als sodafreudig bezeichnen (Klinkowski).[1]) Die Phytopathologie, die nicht über die physiologische Organisation ihrer pflanzlichen Patienten Bescheid weiß, muß sich alsbald in scharfe Widersprüche verwickeln. Viele unserer Kulturpflanzen sind Steppenpflanzen kontinentaler Prägung. Ihre Artcharaktere sind klimatisch vorgezeichnet. Die Säurefeindlichkeit von Pflanzen ist demnach der Ausdruck langer Entwicklungsperioden, wenngleich der jeweilige Ausdruck ständig durch Entwicklung und Anpassung eine gewisse Plastizität zeigt. „Im Einzelnen sind die Etappen der Säurevergiftung säurefeindlicher Gewächse noch ungeklärt. Eine große Reihe von Forschern macht die Aluminiumionen saurer Mineralböden verantwortlich: Hoagland (1917)[2]), Hartwell und Pember (1918, 1919)[3]), Kappen (1916, 1925)[4]), Mirasol (1920)[5]), Comber (1921, 1923)[6]), Blair und Prince (1923)[7]), Burgess und Pember (1923)[8]), Miyake, Tamachi und Konno (1924)[9]), Schuckenberg (1924)[10]) und Magistad (1925)[11]). Trénel[12])

---

[1]) Klinkowski, M., Das biologische Artbild der Luzerne. Ernähr. d. Pflanze 1930, Bd. 26, S. 395.

[2]) Hoagland, D. R., The effect of H- and OH-concentration on the growth of barley seedlings. Soil Science 1917, Bd. 3, S. 547.

[3]) Hartwell, B. L. und Pember, F. R., The presence of Aluminium as a reason for the difference in the effect of so called acid soil on barley and rye. Soil Science 1918, Bd. 6, S. 276.

Hartwell, B. L., Pember, F. R. und Howard, L. P., Lime requirement as determined by the plant and by the chemist. Soil Science 1919, Bd. 7, S. 297.

[4]) Kappen, H., Studien an saueren Mineralböden aus der Nähe von Jena. Landw. Versuchsst. 1916, Bd. 88, S. 13.

Kappen, H., Untersuchungen zur Bodenaziditätsfrage durch Vegetationsversuche. Zeitschr. f. Pflanzenern. u. Düng. 1925, Teil A. Bd. 4, S. 202.

[5]) Mirasol, J. J., Aluminium as a factor in soil acidity. Soil Science 1920, Bd. 10, S. 153.

[6]) Comber, N. M., Relation of the H-concentration of the soil to plant distribution. Nature 1921, Bd. 108, S. 146.

Comber, N. M., The sourness of soils. Rep. British Assoc. Adv. Science, 1923, S. 495.

[7]) Blair, A. W. und Prince, A. L., Studies on the toxic properties of soils. Soil Science, 1923, Bd. 15, S. 109.

[8]) Burgess, P. S. und Pember, F. R., Active aluminium as a factor detrimental to crop production in many acid soils. Rhode Island agric. exp. stat. 1923, Bull. 194.

[9]) Miyake, K., Tamachi, J. und Konno, J., The influence of phosphate, biphosphate, carbonate, silicate and sulfate of calcium, sodium and potassium on plant growth in acid mineral soil. Soil Science 1924, Bd. 18, S. 279.

[10]) Schuckenberg, A., Zur Kenntnis der Pflanzenschädigung auf saueren Böden. Zeitschr. f. Pflanzenern. u. Düng. 1924, Teil A, Bd. 3, S. 65.

[11]) Magistad, O. C., The aluminium content of the soil solution and its relations to soil reaction and plant growth. Soil Science 1925, Bd. 20, S. 181.

[12]) Trénel, M., Beitrag zum Kiefernsterben in Nordwest-Deutschland. Forstarchiv 1931, Bd. 7, S. 285.

fand in Kiefernsterbegebieten eine außerordentliche Anreicherung an Aluminium in geschädigtem Holz und eine wesentliche Zurückdrängung des Kalkgehaltes. Gegen die Theorie der Aluminiumvergiftung sprach sich Arrhenius[1]) aus, da man selten im Bodenwasser soviel Aluminiumsalze nachweisen könne, wie zum Gifteffekt nötig wären.

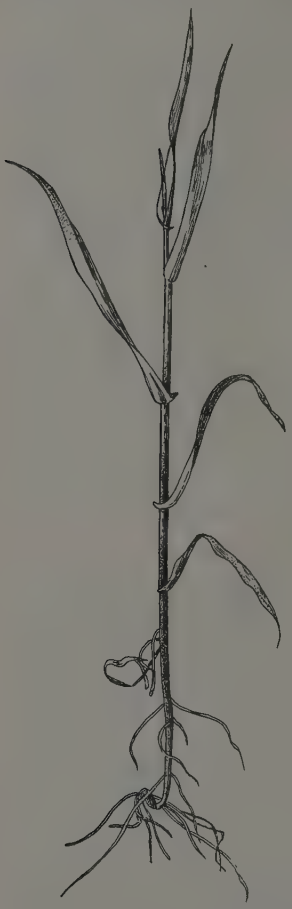


Abb. 41. Pathologische Anthozyanbildung bei säurekranker Gerste. Nach Merkenschlager.

Bortels[2]) hat die Beobachtung gemacht, daß die Symptome säurekranker Gerstenpflanzen sich kaum unterscheiden von den typischen Symptomen von Mangan- und Zinkvergiftungen. Er nimmt deswegen an, daß die Säureempfindlichkeit in Wirklichkeit eine Mangan-Zinkvergiftung für solche Arten sei, deren Schwellenwerte für diese Metallionen niedrig liegen im Gegensatz zu den „kalkfeindlichen" Gewächsen, in denen der Chemismus auf diese Metalle in gröberen Dosierungen sogar eingestellt ist. Diese Argumentationen haben viel für sich. Merkenschlager[3]) hat bei der Senfpflanze darauf aufmerksam gemacht, daß hier nicht nur Lösungen mit hoher Wasserstoffionenkonzentration zur Demonstration der Säurefeindlichkeit geeignet sind, sondern sogar gering konzentrierte Lösungen einer schwach dissoziierten Säure (titrimetrische Azidität), Zitronensäure. Im Gegensatz zu anderen Arten werden Senfpflänzchen in 0,2 % Zitronensäure in wenigen Stunden hinfällig, und Merkenschlager[4]) empfahl dieses Phänomen wegen der Sicherheit seines Eintretens sogar für Vorlesungsdemonstrationen. Wahrscheinlich ist diese Erscheinung nur spezifisch für Kreuzblütler, ist aber nicht vom Gesamtkomplex zu lösen.

Zu den säurefeindlichen Arten gehören die Luzerne, die Esparsette, die Gerste und der Weizen (s. den Abschnitt Bodenkunde u. Abb. 41).

Auf mögliche Zusammenhänge zwischen Säureempfindlichkeit und katalytische Vorgänge macht E. Pfeil[5]) aufmerksam. Bei den vergleichenden

[1]) Arrhenius, O., Markreaktion och skördeutenyste. Centralanst. för Försöksv. pa Jordbruks, 1925, Medd. 278.

[2]) Bortels, H., Biokatalyse und Reaktionsempfindlichkeit bei niederen und höheren Pflanzen. Angew. Bot. 1929, Bd. 11, S. 285.

[3]) Merkenschlager, F., Sinapis. Eine Kulturpflanze und ein Unkraut. Landw. Jahrb. f. Bayern, 1924, Bd. 14, S. 198.

[4]) Merkenschlager, F., Pflanzliche Stoffwechselstörungen. (Gerüst für eine Sommervorlesung) als Manuskript gedruckt.

[5]) Pfeil, E., Über den Einfluß der Zustandsform des Mangans und Eisens auf die katalytische Kraft gesunder und säurekranker Böden. Zeitschr. f. Pflanzenern. u. Düng. 1932, Teil A, Bd. 23, S. 129.

Untersuchungen gesunder und säurekranker Stellen desselben Schlages zeigen sich auf schwach humosem Sandboden nahezu regelmäßig Katalyseunterschiede in dem Sinne, daß der gesunde Boden stärker katalysiert als der kranke. Die Frage nach der Ursache dieses Katalyseunterschiedes wird von Pfeil dahin beantwortet, daß an den kranken und zumeist saureren Stellen eine größere Lösungstendenz für Mangan- und Eisenverbindungen besteht als an den gesunden. Da Mangan wohl als Oxyd, Karbonat oder Hydroxyd katalytisch wirksam, in gelöstem Zustande dagegen unwirksam ist, und da sich außerdem in vielen Fällen infolge dieser größeren Lösungstendenz an den sauren Stellen eine stärkere Auswaschung und somit Verringerung der Gesamtmenge des vorhandenen Mangans und auch Eisens ergibt, muß mit zunehmender Lösung abnehmende Katalyse der betreffenden Ackerstellen einhergehen.

Einzeldarstellungen spezieller Pathologie

Herz- und Trockenfäule der Rübe

Die Herzkrankheit der Rübe gehört zu den am längsten bekannten Pflanzenkrankheiten. Aus der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts liegen Beschreibungen einer Rübenkrankheit vor, welche nach Frank (1897)[1]) und Stift (1900)[2]) auf die Herz- und Trockenfäule passen. Genau beschrieben wurde sie erst von Frank. Monographisch bearbeitet wurde sie in neuerer Zeit von Gäumann.[3]) Auf diese Arbeit stützt sich die hier gegebene Darstellung.

Die Symptome bestehen in einem Verwelken, Schwarzwerden und Absterben der Herzblätter (Herzfäule in engerem Sinne), gefolgt von einer lokalen Verfärbung und einem Absterben der Gewebe des Rübenkopfes an der Basis des Blattschopfes („Trockenfäule", weil sie zumeist bei längerer Trockenheit auftritt). Diese Verfärbung kann nach und nach auf den ganzen Rübenkörper übergehen, stellen sich jedoch reichliche Niederschläge ein, so werden die Schadbilder lokalisiert. Die sonst ruhenden Seitenknospen schlagen dann, soweit sie außerhalb der verfärbten Zone liegen, von neuem aus und bilden sekundäre Blattbüschel, und die Krankheit heilt aus. Herz- und Trockenfäule im Frankschen Sinne sind also nur zwei verschiedene Folgeerscheinungen ein und desselben Ursachenkomplexes und sie können, obwohl sie zumeist gemeinsam auftreten, gelegentlich auch einzeln vorkommen. So kann es geschehen, daß eine herzkranke Pflanze eine gesunde Rübe behält, oder daß eine Pflanze, deren Rübe den Anfang der Trockenfäule zeigt, im Herzen vorerst gesund bleibt.

Hinsichtlich der Entstehungsursachen der Krankheit gehen die Meinungen stark auseinander. Zahlreiche Autoren halten sie für parasitär bedingt. Frank suchte in den Rübenfeldern den beinahe stets zu findenden Pilz *Phoma betae*

---

[1]) Frank, A. B., Kampfbuch gegen die Schädlinge unserer Feldfrüchte. Parey, Berlin 1897, S. 129.

[2]) Stift, A., Die Krankheiten und tierischen Feinde der Zuckerrübe. Wien 1900, S. 34.

[3]) Gäumann, E., Untersuchungen über die Herzkrankheiten (Phyllonekrose) der Runkel- und Zuckerrüben. Beibl. z. Vierteljahresschr. d. naturforsch. Ges. Zürich 1925. Bd. 70, S. 2.

(Rostr.) *Oud.* den spezifischen Erreger, der die durch Trockenheit oder durch Überkalkung beziehungsweise Überdüngung mit Chilesalpeter geschwächten Pflanzen infiziert und zum Absterben bringt. Dieser Auffassung schlossen sich Griffon und Maublanc[1]) an. Whetzel[2]) bringt eine von ihm auf Bermuda gefundene Herzfäule mit Rhizoctonia in Beziehung. Die von Brzezinski[3]) aufgestellte Myxomonas-Theorie (*Myxomonas betae* Brzez.) konnte sich nicht halten. Sie wurde von Trzebinski[4]) und von v. Faber[5]) widerlegt.

Die Anfänge der physiologischen Auffassung der Krankheit finden sich schon bei Frank, dem schon bekannt war, daß nicht in allen Fällen der Herz- und Trockenfäule das Myzel von *Phoma betae* nachzuweisen ist. Andererseits blieb nicht unbekannt, daß eine sonst gesunde Pflanze selbst bei größter Trockenheit durch Infektion mit *Phoma betae* nicht herzkrank gemacht werden kann. Man vermittelte später zwischen der Infektionstheorie und der physiologischen Theorie und sah in der Herz- und Trockenfäule einen Schwächeparasitismus. Diese Auffassung wurde hauptsächlich von Krüger und Wimmer[6]) vertreten. Der von Krüger und Wimmer verfochtenen Auffassung schlossen sich Busse, Peters und v. Faber[7]), Busse und Ulrich[8]), Ruhland[9]), Schander und

---

[1]) Griffon, E., und Maublanc, A., Observations sur quelques maladies de la betterave. Bull. soc. mycol. France, 1909, Bd. 25, S. 98.

Griffon, E., und Maublanc, A., Nouvelles recherches sur la pourriture du cœur de la betterave. Bull. soc. mycol. France 1910, Bd. 26, S. 126.

[2]) Whetzel, H. H., Report of the pathologist. Rep. board agric. Bermuda for 1921, S. 30.

[3]) Brzezinski, J., Myxomonas betae, Parasite des betteraves. Bull. internat. des Sciences Cracovie, classe sc. math. et nat. 1906, S. 139.

[4]) Trzebinski, J., Über die Existenz von Myxomonas betae Brzez. Zeitschr. f. Pflanzenkr. 1907, Bd. 17, S. 321.

[5]) Faber, F. C. v., Über die angebliche Bedeutung von Myxomonas betae Brzez. für den Wurzelbrand und die Herz- und Trockenfäule der Rübe. Arb. d. B.R.A. 1908, Bd. 6, S. 352.

[6]) Krüger, W., und Wimmer, G., Über die Herz- und Trockenfäule der Zuckerrübe. Zeitschr. d. Ver. d. D. Zuckerind. 1909, Bd. 46, S. 379.

Krüger, W., Über die Ursache der Herz- und Trockenfäule der Runkelrübe. Landw. Versuchsst. 1920, Bd. 95, S. 152.

Krüger, W., Versuche über die Entstehung und Verhütung der Herzfäule. Arb. d. Forschungsinst. f. Kartoffelb. 1922, Heft 6, S. 118.

Krüger, W., Über den Einfluß der Bodenreaktion auf die Pflanze. Ernähr. d. Pflanze, 1922, Bd. 18, S. 174.

Krüger, W., Rübenkrankheiten. Mitt. d. D.L.G. 1922, Bd. 37, S. 219.

[7]) Busse, W., Peters, L., und Faber, F. C. v., Die Herz- und Trockenfäule der Rüben. Mitt. d. B.R.A. 1907, Bd. 4, S. 20.

Peters, L., Bericht des Laboratoriums für Rübenkrankheiten. Mitt. der B.R.A. 1921, Bd. 21, S. 62.

[8]) Busse, W., und Ulrich, P., Die Herz- und Trockenfäule der Rüben. Mitt. d. B.R.A., 1908, Bd. 6, S. 18 und 1909, Bd. 8, S. 24.

[9]) Ruhland, W., Feldversuche zur Bekämpfung der Herz- und Trockenfäule der Rüben. Mitt. d. B.R.A. 1911, Bd. 11, S. 24.

Ruhland, W., und Albrecht, Untersuchungen über die Ursachen der Herz- und Trockenfäule der Rüben. Mitt d. B.R.A. 1910, Bd. 10, S. 16.

Rüggeberg[1]), Kleberger[2]), Käppeli und Morgenthaler[3]) grundsätzlich mit einigen Modifikationen an.

Die Theorie von Krüger und Wimmer lautet in ihrer jüngsten Formulierung: „Bei der Herz- und Trockenfäule handelt es sich um die Bildung von Alkalien, sei es durch Spaltung in oder außerhalb der Pflanze oder Umsetzung von Salzen, welche die zarten Gewebe der Pflanzen, sei es bei der Rübe die jungen Blätter, das Herz oder das in lebhaftem Wachstum begriffene Stengelgewebe zum Absterben bringt.“[4])

Abb. 42. Herz- und Trockenfäule der Rübe. Nach Appel.

Schander[1]) modifizierte die Krügersche Theorie auf Grund von Gefäß- und Feldversuchen und verlegte den Schwerpunkt auf die Betonung der wasserhaltenden Kraft des Bodens: „Die Unterschiede, welche durch Düngung, Sorteneigentümlichkeit usw. verursacht werden, treten vollständig zurück, gegenüber dieser Beeinflussung des Rübenwachstums und der Entwicklung der Krankheit durch den Boden.“ Schander leugnet die Alkalose nicht, sieht aber in der Wasserbilanz das Primäre. Merkenschlager[5]) machte darauf aufmerksam,

[1]) Schander, R., und Rüggeberg, Versuche mit Zuckerrüben in Wasserkultur und in Glasgefäßkulturen. Mitt. d. Kaiser-Wilh.-Inst. f. Landw. Bromberg 1913, Bd. 5, S. 57.
Schander, R., Untersuchungen über Rübenkrankheiten. Mitt. d. Kaiser-Wilh.-Inst. f. Landw. Bromberg 1909, Bd. 2, S. 82 u. 1910, Bd. 3, S. 43.

[2]) Kleberger, Die Entstehung und Verbreitung der Herz- und Trockenfäule der Runkelrüben. Zeitschr. f. Pflanzenkr. 1908, Bd. 18, S. 48.

[3]) Käppeli, I., und Morgenthaler, O., Die Herzfäule der Rüben. Landw. Jahrb. d. Schweiz, 1913, Bd. 27, S. 432.

[4]) Krüger, W. u. Wimmer, G. Über nichtparasitäre Krankheiten der Zuckerrübe. Mitt. d. anhalt. Versuchsstat. Bernburg, 1927, Mitt. 65.

[5]) Merkenschlager, F., Tafeln zur vergleichenden Physiologie und Pathologie der Kulturpflanzen. Schlegel, Berlin 1927.

daß besonders kleinblättrige Sorten mit geringer Schattenwirkung und geringen Assimilationsflächen für die Mergelkrankheit disponiert sind, und sprach sich auch dafür aus, daß die Wasserökonomie eine entscheidende Rolle spielen müsse, zumal die Krankheit in ausgesprochenem Maße die Krankheit des mittleren Stadiums sei.

Es bestehen demnach noch Meinungsverschiedenheiten grundsätzlicher Natur. Auch über Einzelheiten gehen die Berichte noch ziemlich auseinander. Gegen die Auffassung, daß beim Zustandekommen der Herz- und Trockenfäule eine starke physiologische Grundkomponente beteiligt ist, erhebt sich indessen kein Widerspruch mehr. Über Einzelheiten gehen die Meinungen noch auseinander. Gegen die Beobachtung Krügers z. B., daß Salpeterdüngung die Krankheit begünstige, Gips und Ammonsulfat sie weitgehend verhindere, sprechen Befunde von Ruhland[1]) und Schander und Rüggeberg.[2]) Was die geographische Verbreitung der Krankheit betrifft, so ist sie im ganzen Rübenbau treibenden Europa beobachtet worden, über die Verbreitung in Nordamerika liegen noch keine sicheren Anhaltspunkte vor. Das anfällige Stadium scheint unter verschiedenen Klimazonen verschieden begrenzt zu sein. Gäumann[3]) hat auf die Unterschiede hingewiesen, welche hinsichtlich der anfälligen Stadien zwischen den Rübenfeldern Anhalts und der Schweiz bestehen. Unter schweizerischen Verhältnissen setzt der Anfall der parasitären Erkrankung in der Regel so frühzeitig ein, daß diese der Entwicklung des primären physiologischen Krankheitsprozesses vorauseilt; die mutmaßlich als direkte Folgen der physiologischen Störung anzusprechenden Krankheitssymptome (Kräuselung, Verbiegung und vorzeitiges Abwelken der Blätter) treten daher zumeist entweder gleichzeitig mit den durch den Parasiten verursachten Merkmalen oder erst nach diesen auf, oder sie fehlen gänzlich. Das Bild und der Verlauf der Herzkrankheit wird daher in der Schweiz in viel höherem Maße durch die Phomainfektion beeinflußt als z. B. in Bernburg. In der Schweiz tritt nach Gäumann die Krankheit besonders auf meliorierten Torfböden auf. Gäumann deutet die Krankheit als Resultante aus zwei verschiedenen Krankheitsprozessen, einem primären physiologischen und einem sekundären parasitären, wobei erst die physiologische Störung die Empfänglichkeit für den Parasiten *(Phoma betae)* schafft und den für Herzkrankheiten spezifischen Verlauf der Phomainfektion bedingt. Isolierungsversuche förderten keinen anderen Parasiten zutage als *Phoma betae*; doch ist auch dieser Pilz nur dann imstande bei Rückinfektionen regelmäßig die Herzkrankheit zu verursachen, wenn die Versuchspflanzen in stark alkalischen Böden (pH 7,8) gezogen werden; Infektionsversuche mit Pflanzen, die in einer Komposterde pH 6,6 gezogen worden waren, verliefen durchweg negativ. Auf sauren Böden

---

[1]) Ruhland, W., Feldversuche zur Bekämpfung der Herz- und Trockenfäule der Rüben. Mitt. d. B.R.A. 1911, Bd. 11, S. 24.

[2]) Schander, R., und Rüggeberg, Versuche mit Zuckerrüben in Wasserkultur und in Glasgefäßkulturen. Mitt. d. Kaiser-Wilh.-Inst. f. Landw. Bromberg 1913, Bd. 5, S. 57.

[3]) Gäumann, E., Untersuchungen über die Herzkrankheit (Phyllonekrose) der Runkel- und Zuckerrüben. Beibl. z. Vierteljahrsschr. d. naturforsch. Ges. Zürich. 1925, Bd. 70, S. 2.

wurde in keinem Fall das Auftreten der Herzkrankheit festgestellt. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle geht mit der Abnahme der Zahl freier Wasserstoffionen eine Zunahme der Häufigkeit und der Intensität der Herzkrankheit einher. In keinem Fall konnte nachgewiesen werden, daß die gesunden Partien eines Feldes eine stärkere alkalische Reaktion aufgewiesen hätten als die kranken; doch ist der Umschlagspunkt bei welchem die Krankheit aufzutreten beginnt, von Feld zu Feld etwas verschieden. Gäumann neigt zu der Ansicht, daß die Reaktion und der Kalk- und Magnesiumkarbonatgehalt für das Auftreten der Herzkrankheit als ausschlaggebend zu betrachten seien. Wo die Reaktion gleich liegt und demnach Unterschiede im Anfälligkeitsgrad verschiedener Böden zu beobachten sind, ist eine erhebliche Verschiedenheit der physikalischen Bodeneigenschaften zu vermuten. Dem Witterungscharakter eines Jahres schreibt Gäumann eine sehr große Bedeutung für das Zustandekommen der Herzkrankheit zu. In Topfkulturen konnte wie in Feldversuchen die Krankheit durch Kalkzusatz hervorgerufen, durch Zusatz von Kalziumchlorid oder durch Gips konnte sie verhindert werden. Unterschiede in den Auffassungen von Krüger und Gäumann erklären sich nach E. Hiltner[1]) zum Teil dadurch, daß ersterer hauptsächlich mit Zuckerrüben, letzterer mit Runkelrüben arbeitete.

In biochemischer Hinsicht scheinen zwischen gesunden und kranken Rüben Unterschiede im Verhältnis des Phosphorsäure-, Kali- und Magnesiumgehaltes zu bestehen. Frisch erkrankte Blätter wiesen einen geringeren osmotischen Druck auf als gesunde Pflanzen; doch ist die Zahl der Untersuchungen noch zu gering, als daß man diese Befunde generalisieren könnte. Gäumann fand in allen Fällen, daß der Preßsaft aus kranken Individuen bei gleichbleibender aktueller Azidität eine größere potentielle (Titrations-) Azidität besitzt als derjenige von gesunden Individuen.

Zur Untersuchung der Frage, ob die geographischen Verschiedenheiten in den Symptomen und im Verlauf der Herzkrankheit durch Virulenzunterschiede des sekundären Parasiten verursacht sein könnten, hat Gäumann mehrere Stämme von verschiedener Herkunft vergleichenden Prüfungen unterworfen. Bei Rückinfektionen in Rüben konnten keine Verschiedenheiten festgestellt werden; nur in ernährungsphysiologischer Beziehung scheinen zwischen ihnen kleinere Unterschiede zu bestehen. Gäumann ist daher der Ansicht, daß die Unterschiede im Krankheitsbild durch partielle Unterschiede in der Natur der physiologischen Störung bedingt sein müssen; nur so hält der Verfasser es für erklärlich, daß beispielsweise in Anhalt die primäre physiologische Erkrankung selbständig, d. h. phomalos verläuft (obwohl auch dort die *Phoma* allgegenwärtig ist), während in der Schweiz die Phomainfektion meist schon frühzeitig einsetzt und dem Verlauf der Krankheit ihren Stempel aufprägt. Die Herzkrankheit stellt nach Gäumann ein Schulbeispiel einer Krankheit dar, bei welcher die Disposition durch ernährungsphysiologische Momente bedingt werde.

Stoklasa[2]) hat schon 1897 auf die Möglichkeit hingewiesen, daß Herzfäule

[1]) Hiltner, E., Beobachtungen über die Herz- und Trockenfäule der Rüben — eine Umfrage. Prakt. Bl. f. Pflanzenb. u. Pflanzensch. 1928, Bd. 6, S. 214.

[2]) Stoklasa, J., Wurzelbrand der Zuckerrübe. Zentralbl. f. Bakt. und Parasitenkd. 1898, Abt. II. Bd. 4, S. 687.

der Rübe unter anaeroben Bedingungen gefördert werden könnte. Er hielt es für möglich, daß die Sekrete anaerober Bakterien besonders bei Gegenwart abbaufähiger Substanz (Stallmist) giftig wirken und eine Kette von Komplikationen auslösen. Es ist richtig, daß beispielsweise in Bayern die Krankheit besonders nach einer Düngung mit Mergelmist (Mergel, der lange mit Stallmist vermengt lag) auftritt, und es ist möglich, daß dem Kausalnexus, wie ihn Gäumann beschreibt, eine Komponente fehlt, welche auf die alte Anschauung von Stoklasa zurückführt. Nach Schander und Rüggeberg[1]) treten auch in Wasserkulturen (Nährlösung nach Tollens) übereinstimmende Krankheitserscheinungen auf. In den von ihnen ausgeführten Versuchen mit Zuckerrüben erkrankten fast alle Pflanzen früher oder später unter den typischen Anzeichen der Herz- und Trockenfäule. Dieselben Schwierigkeiten stellten sich auch bei den Versuchen Brandenburgs mit Futterrüben in Wasserkulturen ein, und es schien zunächst unmöglich, gesunde Pflanzen in v. d. Crone-Nährlösung zu erhalten. Wenige Wochen nach Beginn der Versuche erkrankten stets die Herzblätter der jungen Rübenpflanzen unter den typischen Symptomen der Herz- und Trockenfäule und starben nach kurzer Zeit ab. Die Berichte über eine gute Wirkung kleiner Borgaben in Wasserkulturen, die vor wenig Jahren sich in der Literatur häuften (siehe Kapitel Bormangel), regten Brandenburg zu Borversuchen mit der *Beta*-Rübe an. Der Versuch führte zu vollem Erfolg. Die Bortherapie der Mergelkrankheit hat unterdessen bereits eine große praktische Bedeutung erlangt. Die Höhe der Dosierung beträgt 3 kg Borsäure, 4,5 kg Borax je Hektar. Die Erfolge sind bisher sehr gut.

Die Dörrfleckenkrankheit des Hafers

Die Dörrfleckenkrankheit führte in Holland den Namen moorkoloniale Krankheit, weil sie namentlich auf Hochmoorböden angetroffen wurde, wenn diese vorher gekalkt worden waren. Auch in Nordwestdeutschland wurden diese Nachwirkungen gekalkter Hochmoorböden in der Form dörrfleckenkranken Getreides von Tacke[2]) beschrieben. Tacke hob hervor, daß sich die Krankheit durchaus nicht allein auf den Hafer beschränke, sondern, wenn auch in geringerem Grade, andere Pflanzenarten wie Roggen und Kartoffeln heimsuche. Auch in Dänemark[3]) und Schweden fiel das Krankheitsbild auf, nachdem die Aufmerksamkeit weiterer Kreise auf die Dörrfleckenkrankheit gelenkt war. Erst allmählich konnten die ökologischen Grundlagen deutlicher herausgearbeitet werden. In der Hauptsache pflegte sie auf Moor- und Sandböden aufzutreten, welche längere Zeit vorher gekalkt und gemergelt worden waren. Der Name Dörrfleckenkrankheit stammt von Clausen[4]), der ihre Symptome 1910 klar beschrieb. Zimmermann[5]) beobachtete die Krankheit außer auf Wiesenmoorböden auf

---

[1]) Schander, R., und Rüggeberg, Versuche mit Zuckerrüben in Wasser- und Gefäßkulturen. Mitt. d. Kais.-Wilh.-Inst. f. Landw., Bromberg, 1913, Bd. 5, S. 57/58.

[2]) Tacke, B., Die sog. Dörrfleckenkrankheit des Hafers. Mitt. d. D.L.G. 1911, Bd. 26, S. 26.

[3]) Christensen, Oversigt over landbrugsplanternes Sygdomme. 23—26.

[4]) Clausen, Die Dörrfleckenkrankheit des Hafers. Mitt. d. D.L.G. 1910, Bd. 25, S. 631.

[5]) Zimmermann, H., Dörrfleckenkrankheit des Hafers. Mitt. d. D.L.G. 1911, Bd. 26, S. 245.

verschiedenen anderen, meist säurearmen leichten Bodenarten wie Sandböden, schwarzem Sand, leichtem Boden mit Sogsand als Untergrund und feinem puffigen Sand, stets aber auch da als Folgeerscheinung einer oft 6—15 Jahre zurückliegenden Düngung mit Kalk, namentlich mit Scheideschlamm, während er sie auf bindigen, lehmigen, schwereren Böden nicht feststellen konnte.

In Bayern ist die Krankheit nach E. Hiltner namentlich auf verschiedenen Niederungsmooren beobachtet worden. Auf anmoorigem saurem Boden mit Almunterlage bei Olching zeigt sie sich in manchen, vor allem trockenen Jahren überaus stark, und zwar am stärksten, wie E. Hiltner mittels Erdbohrer feststellen konnte, auf solchen Stellen, wo die sonst im Durchschnitt 40—50 cm und stärker überlagernde Humusschicht nur eine Tiefe von 25—35 cm besitzt. Bei Topfversuchen von L. Hiltner[1]) erkrankte Hafer stark an der Dörrfleckenkrankheit in kalkhaltiger Gartenerde, während er in lehmiger Haidhauser Erde vollständig gesund blieb. Gleichzeitig wurde die Beobachtung gemacht, daß in der Gartenerde die Zuführung von kohlensaurem Kalk, Ätzkalk, Schwefelkohlenstoff und von kohlensaurem Kalk + Schwefelkohlenstoff die Krankheit unbeeinflußt ließ, während sie bei gleichartiger Gabe von Ätzkalk und Schwefelkohlenstoff vollständig ausblieb. Diese Befunde sind bemerkenswert, bedürfen aber der Nachprüfung. Die Symptome der Krankheit sind nach Clausen[2]) folgende: Die junge Saat läuft normal auf. Anfangs Mai machen sich bestimmte, verschieden große Stellen des Feldes durch Verfärbung der Pflanzen bemerkbar. Die Blätter werden mißfarbig und fleckig; an den oft rotumrandeten Flecken verschwindet das Chlorophyll; die Blätter verlieren ihren Turgor, knicken um und vertrocknen vom Halmgrunde nach der Spitze fortschreitend (Abb. 43). In manchen Fällen flaut die Krankheit nach sehr kurzer Zeit wieder ab, um nur eine Ertragsabnahme zu bewirken, in anderen dagegen gehen die befallenen Pflanzen zugrunde. Nach den ökologischen Bedingungen ihres Auftretens wurde die Krankheit zunächst als Alkalose aufgefaßt. Hudig[3]), Clausen[4]), Zimmermann[5]),

Abb. 43. Dörrfleckenkrankheit des Hafers. Der Fichtelgebirgshafer (links) ist weniger anfällig als der Gelbhafer. Nach Merkenschlager.

[1]) Hiltner, L., Beobachtungen und Untersuchungen über die sog. Dörrfleckenkrankheit des Hafers (Hafersucht). Prakt. Bl. f. Pflzbau u. Pflzschutz, 1914, Bd. 12, S. 28.

[2]) Clausen, Die Dörrfleckenkrankheit des Hafers, Mitt. d. D.L.G. 1910, Bd. 25, S. 631.

[3]) Hudig, J., Über eine eigentümliche Bodenkrankheit. Landw. Jahrb. 1911, Bd. 40, S. 613.

[4]) Clausen, Mangan und „Stimmung" im Ackerboden. Deutsch. Landw. Presse, 1912, Bd. 39, S. 1131.

Clausen, Die Dörrfleckenkrankheit des Hafers. Ill. Landw. Zeitg. 1913, Bd. 33, S. 45.

[5]) Zimmermann, H., Die Dörrfleckenkrankheit des Hafers. Mitt. d. D.L.G. 1911, Bd. 26, S. 245.

Krüger und Wimmer[1]), Ritter[2]) und L. Hiltner[3]) führten die Krankheit auf alkalische Bodenreaktion und auf die Düngung mit Kalk, zum Teil auch mit anderen, physiologisch alkalischen Düngern zurück. Tacke[4]) bestätigte zwar den Zusammenhang der Krankheit mit früheren Kalkdüngungen auf den betreffenden Haferfeldern, betonte aber, daß der Hochmoorboden, auf dem die Krankheit auftrat, trotzdem die Krankheit auftrat, sauer geblieben war. Tacke warnt jedoch vor übermäßigen Kalkungen leichterer Böden, da sie bald zu Mindererträgen führen können.

Gegen die Auffassung, daß die Dörrfleckenkrankheit in erster Linie eine Alkalose sei, erhoben sich bald Bedenken. Sobotta[5]) führt die Krankheit auf schlechte Zersetzung des Moores zurück und empfiehlt gute Bodenbearbeitung als Mittel zur Bekämpfung. Adolf Mayer[6]) schließlich leugnet im Anschluß an Arbeiten Abersons[7]), daß die alkalische Bodenreaktion die Krankheit erzeuge, vielmehr tritt er der Auffassung von Aberson bei, der den Gehalt der betreffenden Böden an salpetriger Säure als die Ursache der Krankheit ansah, da die Stärke ihres Auftretens mit dem Gehalt des Bodens an salpetriger Säure gut übereinstimmte. Eigentliche Ursache sei der *Bacillus nitrosus*, der Nitrate in Nitrite reduziere. Schädlicher wirkten Düngungen mit Nitraten als solche mit Ammonsalzen. Was die Stickstoffdüngung betrifft, so beeinflußt sie nach E. Hiltner die Dörrfleckenkrankheit je nach der Art der Stickstofform verschieden; ungünstig wirkten in dieser Hinsicht Natronsalpeter und Kalkstickstoff, günstig Ammonsulfatsalpeter. In den Versuchen von E. Hiltner[8]) konnten günstige Assimilationsbedingungen, wie die Zuführung von Kohlensäure, das Auftreten der Dörrfleckenkrankheit weitgehend unterdrücken, andererseits konnte E. Hiltner durch Abpufferung der Salzkonzentrationswirkung in der Bodenlösung durch Zusatz von Kohle die Erscheinungen mildern. Alle Witterungseinflüsse, welche die Assimilation vermehren oder vermindern, wie vor allem Licht und wechselnder Kohlensäuregehalt prägen sich in der Stärke der Dörrfleckenbildung aus. Ebenso drücken sich alle Witterungseinflüsse, welche eine verstärkte Transpiration (austrocknende Winde) und damit eine erhöhte Aufnahme von Bodennährstoffen mit sich führen, in der Stärke der Symptome aus. Merkenschlager

---

[1]) Krüger, W., und Wimmer, G., Zur Kenntnis der Dörrfleckenkrankheit des Hafers. Deutsch. Landw. Presse 1913, Bd. 40, S. 213.

[2]) Ritter, G., Zur Dörrfleckenkrankheit des Hafers. Deutsch. Landw. Presse 1916, Bd. 43, S. 650.

Ritter, G., Weiteres zur Dörrfleckenkrankheit des Hafers. Deutsch. Landw. Presse 1916, Bd. 43, S. 745.

[3]) Hiltner, L., Beobachtungen und Untersuchungen über die sog. Dörrfleckenkrankheit des Hafers (Hafersucht). Prakt. Bl. f. Pflanzenbau und Pflanzenschutz, 1914, Bd. 12, S. 28.

[4]) Tacke, B., Die sog. Dörrfleckenkrankheit des Hafers. Mitt. d. D.L.G. 1911, Bd. 26, S. 26.

[5]) Sobotta, Studien über die Erkrankungen von Hafer und Gerste auf besandetem Niederungsmoor. Ill. Landw. Zeitg. 1913, Bd. 33, S. 625.

[6]) Mayer, A., Deutsch. Landw. Presse 1916, Bd. 43, S. 650, im Anschluß an den Aufsatz von Ritter.

[7]) Aberson, I. H., Medd. v. d. Rijks Hoogere Land-, Tuinen Boschbouvschol, Deel 11, Afl. 1—3, S. 1.

[8]) Hiltner, E., Die Dörrfleckenkrankheit des Hafers und ihre Heilung durch Mangan. Landw. Jahrb. 1924, Bd. 60, S. 689.

und Klinkowski[1]) bringen die Dörrfleckenkrankheit mit der Gesamtkonstitution des Hafers in Beziehung. Danach hat der Hafer die geringsten Saugkräfte von allen Getreidearten. Er ist hygrophil und salzempfindlich. Infolge seiner geringen Saugkraft braucht der Hafer Wasservorräte im Boden, welche leicht schöpfbar sind. Nach Merkenschlager und Klinkowski geht die Dörrfleckenkrankheit des Hafers auf Anlagen zurück, aus der auch die erhöhte Anfälligkeit dieser Art gegen die Weißährigkeit sich herleitet. In dem trockenen Sommer 1930 stellte B. Rademacher[2]) wiederholt fest, daß das beginnende Auftreten der an sich an alkalische Reaktion des Bodens gebundenen Krankheit um so mehr nach der sauren Seite hin verlegt wird, je trockener der Boden ist. Das gilt besonders für Sand- und Moorböden. Bei gleichzeitiger Trockenheit traten auf solchen Böden schon von pH 5,05 ab (elektrometrisch gemessen) Krankheitserscheinungen auf. Auf lockerem Sandboden waren bei pH 7,32 die Pflanzen so geschädigt, daß sie schon in Handhöhe eingingen, bei pH 7,18 zeigten sie noch schwere Störungen. Je lockerer der Boden ist, desto stärker, je fester (Feldränder u. dgl.) desto geringer tritt die Krankheit auf. Auch im Schatten von Hecken ließ sich ein Nachlassen der Krankheit beobachten. Scherpe[3]) hat die Alkalitheorie mit der Nitrittheorie kombiniert. Beim Vorhandensein gewisser leichtlöslicher organischer Bodenbestandteile (alkalischer Humusstoffe) und bei nicht besonders guter Durchlüftung des Bodens bestehen nach Scherpe günstige Bedingungen für die Nitritbildung, und infolgedessen kann im Boden mit hohem Gehalt an solchen organischen Stoffen auch in verhältnismäßig reichlicher Menge Nitrit enthalten sein. Scherpe untersuchte den Boden von Heide in Holstein, der die Dörrfleckenkrankheit begünstigt, und sah in einem alkalischen Humusstoff das primäre schädliche Agens und gleichzeitig fand er mit einem starken Auftreten der Krankheit auch einen hohen Nitritgehalt des Bodens verbunden. Scherpe sieht also keinen Anlaß, von der schon von Sjollema und Hudig vertretenen Ansicht, daß die alkalischen Humusstoffe des Veenkolonienbodens bei der Entstehung der Krankheit eine wichtige Rolle spielen, abzusehen. Scherpe machte weiterhin darauf aufmerksam, daß die hinsichtlich ihres Ursprungs anscheinend so sehr verschiedenen Böden in Westholstein und in den Veenkolonien Osthollands in wichtigen Eigenschaften, besonders hinsichtlich der Beschaffenheit des Humus, sich recht nahe stehen. Daß eine alkalische Reaktion nicht zur Dörrfleckenkrankheit führen muß, betont auch E. Hiltner.[4]) Selbst in dem ausgesprochen alkalischen Puchheimer Mull wurde der angebaute Gelbhafer nicht ausgesprochen dörrfleckig, wenn er auch schlecht gedieh. E. Hiltner hat die

---

[1]) Merkenschlager, F., und Klinkowski, M., Sind Weißährigkeit und Dörrfleckenkrankheit des Hafers als verschiedene Krankheitsformen einer gleichen physiologischen Störungsgruppe aufzufassen? Nachrichtenbl. f. d. D. Pflanzenschutzdienst, 1928, Bd. 8, S. 104.

[2]) Rademacher, B., Die Weißährigkeit des Hafers, ihre verschiedenen Ursachen und Formen. Archiv f. Pflanzenbau Abt. A. 1932, Bd. 8, S. 456.

[3]) Scherpe, R., Untersuchungen über die Ursachen der Dörrfleckenkrankheit des Hafers. Arb. d. B.R.A. 1920, Bd. 10, S. 307.

[4]) Hiltner, E., Die Dörrfleckenkrankheit des Hafers und ihre Heilung durch Mangan. Landw. Jahrb. 1924, Bd. 60, S. 689.

Bedeutung der Assimilationsbedingungen für das Zustandekommen der Dörrfleckenkrankheit scharf herausgearbeitet.

Nach Lemmermann[1]) kann das Auftreten der Dörrfleckenkrankheit oft verhindert werden, wenn man die Pflanzen nur genügend mit Wasser versorgt. Die Dörrfleckenkrankheit trat (bei Verwendung von $NaNO_3$ oder $Ca(NO_3)_2$ als N-Quelle) auf bei einer Wassergabe von 60% der Wasserkapazität, nicht aber bei einer Wassergabe von 90% der Wasserkapazität. Die Mangantherapie der Dörrfleckenkrankheit geht auf Hudig[2]) zurück, der im Jahre 1909 im Mangansulfat ein hervorragendes Mittel zur Bekämpfung der Dörrfleckenkrankheit des Hafers fand. Diese Wirkung des Mangans wurde von verschiedenen Seiten nachgeprüft und bestätigt. Schließlich wurde die günstige Wirkung des Mangans überall anerkannt, wenn auch die verschiedensten Erklärungen dafür gegeben werden. E. Hiltner wies nach, daß das Mangan als Mittel gegen die Dörrfleckenkrankheit nicht durch andere dem Boden zugesetzte Oxydationsmittel ersetzt werden kann. Die günstige und ertragssteigernde Manganwirkung trat desto stärker hervor, je mehr die Pflanzen unter der Dörrfleckenkrankheit zu leiden hatten. Wo die Dörrfleckenkrankheit ausblieb, fehlte auch die Manganwirkung. Beziehungen ergaben sich in E. Hiltners Versuchen auch zwischen Manganwirkung und der verabreichten Stickstofform. Je weniger die Pflanzen in der Lage waren, ohne Mangan-Beigabe die Stickstoffbeidüngung auszunutzen, desto mehr befähigt Mangan die Pflanzen, die betreffende Stickstofform zu verwerten. Besonders auffallend ist der Gegensatz zwischen Kalkstickstoff und Ammonsalpeterdüngung. Während der Hafer mit ersterem ohne Mangan den niedrigsten Ertrag brachte, übertraf seine Erntemasse bei Kalkstickstoff mit Mangan selbst die des Ammonsulfatsalpeters mit Mangan. In fast allen Fällen steigerte das Mangan den Kornertrag mehr als den Strohertrag. Die Manganwirkung wurde zunächst auf den Säurebestandteil des Mangansulfats zurückgeführt, bis E. Hiltner zeigen konnte, daß auch andere Manganverbindungen (Mangandioxyd, Manganschlamm usw.) heilend auf die Dörrfleckenkrankheit wirken können. Allerdings ist dabei anzunehmen, daß in alkalischen Böden die Mangansalze sehr fest gebunden sind, und daß eine physiologisch saure Düngung die Lösung dieser Manganverbindungen fördert. Auf diesen vermittelnden Standpunkt hat sich vor allem Söhngen[3]) gestellt. Der Hafer ist ferrophil und manganophil. Merkenschlager[4]) und Klinkowski[5]) machen auf die physiologische Verwandtschaft der Haferkonstitution mit der des Reises aufmerksam. W. Krüger[6]) hat die Dörrfleckenkrankheit empirisch schon seit vielen

[1]) Lemmermann, O., Zur Frage der Kieselsäurewirkung. Zeitschr. f. Pflanzenern. u. Düng. 1929, Bd. 13, Teil A, S. 37.

[2]) Hudig, J., Über eine eigentümliche Bodenkrankheit. Landw. Jahrb. 1911, Bd. 40, S. 613.

[3]) Söhngen, N. L., Umwandlungen von Manganverbindungen unter dem Einfluß mikrobiologischer Prozesse. Zentralbl. f. Bakt. 1914, Abt. II, Bd. 40, S. 552.

[4]) Merkenschlager, F., Die Lupine und ihre Landschaft. Datterer-Freising, 1928, S. 10.

[5]) Klinkowski, M., Fichtelgebirgshafer und v. Lochow's Gelbhafer. Angew. Bot. 1929, Bd. 11, S. 188.

[6]) Krüger, W., zit. bei Lemmermann, Zeitschr. f. Pflanzenern. u. Düng. 1929, Teil A. Bd. 13, S. 36.

Jahren mit Eisensulfat behandelt. Es liegt demnach ein ganzer Faktorenkomplex vor, welcher bei der Deutung der Dörrfleckenkrankheit zu berücksichtigen ist. Je nach der Konstellation von Boden und Klima treten die einzelnen Komponenten der Krankheit stärker oder schwächer in Aktion, und je nach der Lage und der Wirkungsstärke der Komponenten verschiebt sich die Bilanzführung des Hafers für Wasser und bemißt sich die Heilwirkung des Mangans.

Was die Bekämpfung der Krankheit betrifft, so ist darauf zu achten, daß die Manganzufuhr nicht zu früh erfolgt. Schon Hudig[1]) erwähnt, daß das Mangansulfat die Dörrfleckenkrankheit nur dann sicher verhindert, wenn das Salz erst kurz vor dem Auftreten der Krankheitserscheinungen ausgestreut wird. Auf den alkalischen Böden besteht die Gefahr, daß schon nach kurzer Zeit alles zugeführte Mangan wieder in schwer lösliche Oxyde überführt wird. Die Dosierung des Mangans ist so zu bemessen, daß erkrankte Haferfelder je Morgen $\frac{1}{2}$ bis 1 Zentner Mangansulfat erhalten. Die Prognose ist günstig, man kann auch bereits erkrankte Felder heilen.[2])

Lundegardh[3]) tritt der von Samuel und Piper vertretenen Auffassung bei, daß die Dörrfleckenkrankheit im wesentlichen ein Symptom von Manganmangel ist. Für das Auftreten der Krankheit sind jedoch auch andere Bedingungen mitbestimmend. Vor allem ist es eine Störung der Wasserbilanz, welche die Disposition schafft. Eine solche ist auch gegeben, wenn ein großer innerer Kalziumüberschuß in den Blättern oder auch umgekehrt Kalziummangel bei hohem Kaliüberschuß vorliegt. Diese beiden Fälle von einseitig verschobener Ionenbilanz können mit Manganmangel ursächlich verknüpft sein, es ist deshalb schwierig zu entscheiden, welcher Faktor im einzelnen Fall der dominierende ist. Jedenfalls dürfte man mit Sicherheit behaupten können, daß nicht ein bestimmtes inneres Mn-Minimum an sich allein ausschlaggebend ist. Dörrfleckenkrankheit tritt auch bei normalem und sogar ziemlich hohem Mangangehalt der Blätter auf, wenn der übrige Ionenbestand namentlich Kalzium, Absonderlichkeiten verrät. Reichliche Zufuhr von Nitraten zum Boden kann ebenfalls zur Dörrfleckenkrankheit führen. Auch dieser Faktor ist ursächlich mit niedrigem inneren Mangangehalt der Pflanzen verbunden, und es ist deshalb schwer zu sagen, in welchem Grade die NO_3-Ionen an sich (d. h. kolloidchemisch) hierbei mitwirken. Das Mangan findet sich immer als Bestandteil des Bodens, seine Löslichkeit hängt aber auch unter anderem von der H-Ionenkonzentration ab. Bei saurer und alkalischer Reaktion ist das Mangan in höherem Grade verfügbar als bei neutraler Reaktion. Beim Minimum der Verfügbarkeit pH = 6,5—7,5 sind die Aussichten für das Auftreten der Dörrfleckenkrankheit am größten, diese ist aber im ganzen pH-Gebiet 6,0—8,0 angetroffen worden. Die Aufnahme von Mangan wird, bei ausreichender Löslichkeit in der Bodenflüssigkeit, in Anwesenheit von organischen und anorganischen Kolloiden und von Kalk erschwert. Ferner wird die Manganaufnahme bei Kaliummangel gehemmt, wohingegen sie bei Nitratmangel stark begünstigt wird.

---

[1]) Hudig, J., Über eine eigentümliche Bodenkrankheit. Landw. Jahrb. 1911, Bd. 40, S. 613.

[2]) Appel, O., Getreidekrankheiten. Parey's Taschenatlanten Nr. 10. Berlin 1931, Tafel 5.

[3]) Lundegardh, H., Die Nährstoffaufnahme der Pflanze. Fischer, Jena 1932.

Die Weißährigkeit der Gräser

Unter dem Namen Weißährigkeit bezeichnet man unausgebildete Rispenbilder (Flissigkeit) oder verblaßte Ährchen (Weißährigkeit). Wiederum ist der Hafer unter allen Getreidearten am häufigsten der Träger der Krankheitserscheinung. Die Stellen, an denen sonst die Ährchen stehen, werden in leichteren Fällen nur im unteren Teil der Rispe, in schwereren Fällen auch im mittleren und oberen Teil von den leeren, häutigen, verblaßten Deckspelzen bezeichnet. Bei Weizen und Gerste beobachtet man eine so weitgehende Verkümmerung der Ährchen nur selten, die Blüten sind zwar häufig verblaßt und taub, aber sonst äußerlich normal ausgebildet.

Bis vor kurzem hatte man die Ursachen der Flissigkeit allein auf parasitologischem Gebiet gesucht (Blasenfußarten, Milben, Fliegen und Schmetterlingslarven). Seit den Arbeiten von Haliday (1836)[1]), Beling (1872)[2]) und Lindemann (1886)[3]) sah man vor allem in den Blasenfüßen (Thysanopteren) die Erreger der Weißährigkeit. Jablonowski[4]) hat diese Angaben 1926 zuerst in Zweifel gezogen. Körting[5]) hat nachgewiesen, daß im feldmäßigen Getreidebestand kein Zusammenhang zwischen Stärke des Thysanopterenbefalls und Weißährigkeitsgrad besteht. Starker Thysanopterenbefall war durchaus nicht immer mit starkem Auftreten von Weißährigkeit verbunden und umgekehrt traten Weißährigkeitsgrade auch ohne Blasenfußbefall oder seine Anzeichen auf. Dieser Befund ergab sich sowohl bei Vergleich einzelner Pflanzen wie bei Bewertung ganzer Felder. Experimentell überstark infizierte Pflanzenbestände zeigten keinen höheren Weißährigkeitsgrad als künstlich befallsfrei gehaltene. Auch an den letzteren konnte Körting zuweilen beträchtliche Prozentsätze von Weißährigkeit beobachten.

Bei der Verschärfung der Weißährigkeit der Wiesengräser spielen Gallmückenlarven eine Rolle. Kaufmann und Reuter[6]), später Schwarz und Tomaszewski[7]), haben besonders auf *Pediculopsis graminum* als einen Wundschmarotzer hingewiesen. Es bestehen also Zusammenhänge zwischen der Schärfe und der Häufigkeit weißährigen Getreides mit tierischen Schmarotzern; doch sollen diese Faktoren hier nicht weiter behandelt werden. Merkenschlager

---

[1]) Haliday, An epitome of the british genera in the order Thysanoptera, with indication of a few species. Entomol. Magaz. 1836, Bd. 3, S. 444.

[2]) Beling, T., Ein dem Getreide schädliches Insekt. Verh. d. k. k. zool. bot. Ges. Wien, 1872, Bd. 22, S. 651.

[3]) Lindemann, K., Die am Getreide lebenden Thripsarten Mittel-Rußlands. Bull soc. Imp. nat. Moscou, 1886, Bd. 62, S. 296.

[4]) Jablonowski, J., Zur Klärung der Thripsschädenfrage. Zeitschr. f. angew. Entomol. 1926, Bd. 12, S. 223.

[5]) Körting, K., Beitrag zur Kenntnis der Lebensgewohnheiten an Getreide lebender Thysanopteren. Zeitschr. f. angew. Entomol. 1930, Bd. 16, S. 451.

[6]) Kaufmann, G., Die Weißährigkeit der Wiesengräser und ihre Bekämpfung. Arb. d. B.R.A. 1925, Bd. 13, S. 497.

Reuter, E., Über die Weißährigkeit der Wiesengräser in Finnland. Acta soc. pro fauna et flora fennica. 1900, Bd. 19, Nr. 1.

[7]) Schwarz, O., und Tomaszewski, W., Zur Ökologie und Phytopathologie des Grassaatbaus. Angew. Botanik, 1930, Bd. 12, S. 423.

und Klinkowski[1]) haben darauf hingewiesen, daß eine ganz bestimmte physiologische Konstitution unter den Gräsern besonders zur Weißährigkeit neige (Abb. 44). Neben dem Hafer fällt beispielsweise das Fioringras und das Rispengras als besonders anfällig auf. Es sind dies Konstitutionen, welche den Hygrophyten nahe stehen, durch geringe Saugkräfte und eine Salzempfindlichkeit charakterisiert und gegen einen scharfen Verdunstungsanstieg empfindlich sind. Merkenschlager und Klinkowski führen Dörrfleckenkrankheit und Weißährigkeit des Hafers letzten Endes auf dieselbe innere Pflanzenanlage zurück, auf die physiologische Konstitution, die mit den Worten Hygrophytismus und Salzempfindlichkeit kurz charakterisiert ist. Körting[2]) hat die von Foschum[3]) ermittelten Saugkräfte von Haferrassen mit der von Kleine[4]) und ihm selbst aufgestellten Liste der Weißährigkeitsgefährdung dieser Rassen verglichen und gefunden, daß im allgemeinen die Sortengruppe mit der höchsten Saugkraft den geringsten Grad an Weißährigkeit aufweist.

Abb. 44. Rechts Weißährigkeit bei *Poa pratensis*. Nach Tomaszewski.

[1]) Merkenschlager, F., und Klinkowski, M., Sind Weißährigkeit und Dörrfleckenkrankheit des Hafers als verschiedene Krankheitsformen einer gleichen physiologischen Störungsgruppe aufzufassen? Nachrichtenbl. für den Deutsch. Pflanzenschutzd. 1928, Bd. 8, S. 104.

[2]) Körting, A., Beitrag zur Kenntnis der Lebensgewohnheiten an Getreide lebender Thysanopteren. Zeitschr. f. angew. Entomol. 1930, Bd. 16, S. 451.

[3]) Foschum, Über die Saugkraft verschiedener Hafer- und Maissorten. Fortschr. d. Landw., 1928, Bd. 3, S. 1014.

[4]) Kleine, R., Beschädigung des Hafers durch Thysanopteren. Zeitschr. f. angew. Entomol. 1925, Bd. 11, S. 113.

In gehäuftem Maße trat die Krankheit im Randowbruch, der auf Grassaatbau eingestellt wurde, auf. Dieses gehäufte Vorkommen von Weißährigkeit wurde zuerst von Kaufmann an Ort und Stelle studiert, später von Schwarz und Tomaszewski, wobei Schwarz die botanischen, Tomaszewski die zoologischen Fragen verfolgte. Schwarz ging zunächst von pflanzengeographischen Gesichtspunkten aus und prüfte die Frage, ob die ökologischen Voraussetzungen im Randowbruch für den Grassaatbau im Großen überhaupt vorhanden sind. Das Niederungsmoor ist nach ihm kein geeigneter Standort für den Grassamenbau. Für den Randowbruch sind *Deschampsia caespitosa* und die *Holcus lanatus*-Assoziation typisch, ein pflanzengeographischer und ökologischer Hinweis auf die Schwere des Konkurrenzkampfes, den die Kulturgräser auf solchem Standort zu bestehen haben. Schon 1925 hatte Feldt[1]) vor dem Grassaatbau auf Niederungsmoor gewarnt: „Es gibt keinen triftigen Grund, das Niederungsmoor und die anmoorigen Böden heute schon zum Grassamenbau heranzuziehen. Es ist mir von keiner Seite ein zahlenmäßiger Beweis erbracht, daß an irgendeinem Orte größere Moorflächen in einer längeren Reihe von Jahren jährlich sichere, zufriedenstellende Ernten an Grassaat gebracht haben." O. Schwarz fand deutliche Beziehungen von Dürreerscheinungen und von Weißährigkeit zur Wasserführung des Bodens. Dürreerscheinungen bei Roggen setzten sich beispielsweise in einer Wiese mit einem Bestand von *Poa pratensis* als totale Weißährigkeit fort (Abb. 45). Experimentell konnte Schwarz die Weißährigkeit durch Erhöhung der Salzkonzentration des Bodens und durch Einschaltung von Trockenperioden beschleunigen. In der Praxis ist bekannt, daß Frost, plötzliche Hitze, Trockenheit, überhaupt wohl charakterisierte, klimatische und meteorologische Einflüsse die Disposition für die akute Weißährigkeit schaffen, die parasitäre Weißährigkeit verläuft langsamer. Schwarz konnte auch im Winter totale Weißährigkeit bei *Poa annua* in großem Umfange beobachten, nachdem bei gefrorenem Boden die Tagestemperatur kurze Zeit das Maximum von $+12^{0}$ C erreicht hatte. Schwarz[2]) hat darauf aufmerksam gemacht, daß dieser Erwärmung des schwarzen Moorbodens eine heftige nächtliche Abkühlung folgt. Wenn, wie im Randowbruch, noch ein beträchtliches Absinken des Grundwassers zu verzeichnen ist, dann kommt es zu starken Schwankungen in der Wasserführung des Moores, welche sich auf den Pflanzenbestand übertragen. Ein Vergleich der Entwicklungskurven lehrt, daß die anfälligere Gräsergruppe eine steilere Entwicklungskurve hat als die weniger anfällige, weil die anfällige Konstitution von Bilanzschwierigkeiten in der Wasserführung mehr erfaßt wird als der andere Grastypus (Abb. 46).

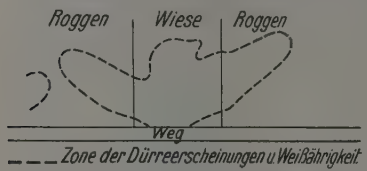
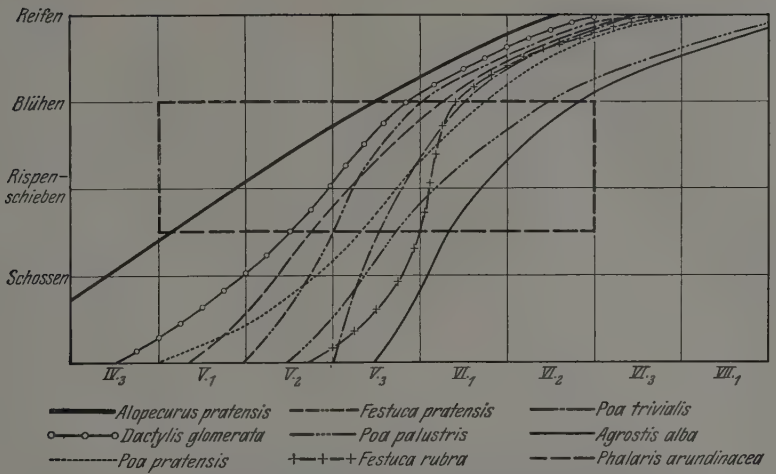


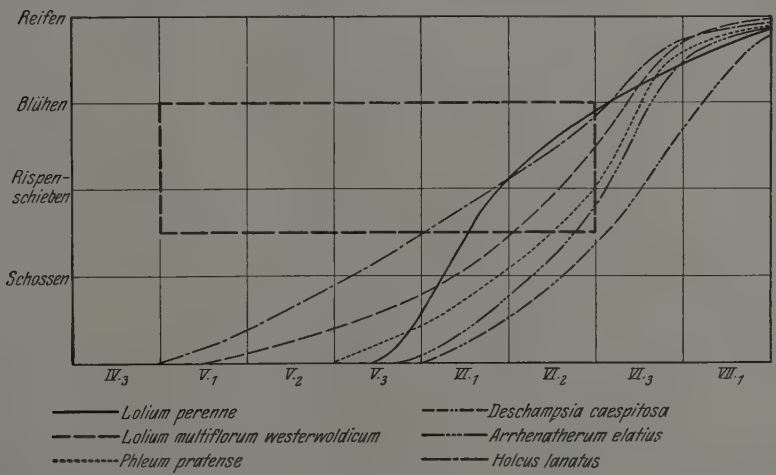
Abb. 45. Nach Schwarz und Tomaszewski.

[1]) Feldt, Der Grassaatbau auf Niederungsmoor. Das Grünld., früher Mitt. d. Ver. z. Fördrg. d. Moorklt. i. D. Reich. 1925, Bd. 43, Nr. 8, 9 u. 10.

[2]) Schwarz, O., Die physiologische Konstitution von Wiesengräsern und ihre Beziehung zur pathologischen Disposition. Fortschr. d. Landw. 1931, Bd. 6, S. 499.



Zeitlicher Verlauf der Entwicklungsphasen von zu physiologischer Weißährigkeit disponierten Wiesengräsern des Randowbruches im Durchschnitt der Jahre 1929—1930



Zeitlicher Verlauf der Entwicklungsphasen von zu physiologischer Weißährigkeit gering oder nicht disponierten Wiesengräsern im Randowbruch im Durchschnitt der Jahre 1929—1930

Kritische Periode.

Abb. 46. Nach O. Schwarz.

Rademacher[1]) schlägt das Wort „Weißährigkeit" zu einem übergeordneten Begriff vor und bringt für diejenige Form der Weißährigkeit, welche ihre Ursache in einem unmittelbaren Wassermangel vom Fühlbarwerden des ersten Halm-

[1]) Rademacher, B., Die Weißährigkeit des Hafers, ihre verschiedenen Ursachen und Formen. Archiv f. Pflanzenb. 1932, Abt. A, Bd. 8, S. 456.

knotens bis zum Abschluß des Rispenschiebens hat, den Namen Flissigkeit in Vorschlag.

In zahlreichen Versuchen wird das Auftreten der Flissigkeit unter den verschiedenen Kulturbedingungen untersucht. Neben Fruchtfolge und Bodenbearbeitung trat in Rademachers Versuchen insbesondere der Einfluß der Düngung stark hervor. Einseitige Düngung verstärkt, ausgeglichene Ernährung (mager oder reichlich) vermindert die Flissigkeit. Verstärkung der Stickstoffdüngung ist besonders gefährlich, wogegen eine gute Kalidüngung die Wassermangelstörungen einschränkt. Die Bedeutung der verschiedenen Düngungen für den Wasserhaushalt der Pflanze ist teils in ihrer unmittelbaren Beeinflussung der Bodensaugkraft, teils mittelbar in ihrer Einwirkung auf die Morphologie und Physiologie der Pflanze, schließlich vielleicht auch in katalytischen Wirkungen zu sehen. Je später die Aussaat erfolgt, desto stärker tritt die Flissigkeit im allgemeinen auf. Verschiebungen dieses Verhältnisses gehen auf besondere Witterungsbedingungen zurück. Sehr frühe Aussaaten leiden infolge ihrer üppigen Entwicklung etwas stärker. Zunehmende Enge und Weite des Standraumes trägt wesentlich zur Verstärkung der Flissigkeit bei. Geringste Flissigkeit fällt mit dem Standraumoptimum zusammen, das sortenverschieden ist, je nachdem die Sorte zu den Weitraum- oder Wenigraumformen innerhalb der Art gehört. Ständige Bodenlockerung äußert sich in wesentlicher Verminderung der Flissigkeit, während diese durch Verunkrautung erheblich gesteigert wird. Das gehäufte Auftreten von Flissigkeitsfällen auf bestimmten Ackerflächen kann nach Rademacher geradezu als biologisches Reagens auf die Wasserführung des Bodens gelten.

Urbarmachungskrankheit (Heidemoorkrankheit)

Der Name Urbarmachungskrankheit stammt von Elema.[1]) Der Name ist gewiß bezeichnend, aber dennoch nicht glücklich, weil die Krankheit auch auf Böden zu finden ist, die seit langer Zeit in Kultur sind. In Schleswig-Holstein beobachtete Rademacher[2]) Fälle von Urbarmachungskrankheit auf Böden, die nachweislich 80 Jahre in Kultur sind. Wahrscheinlich können noch wesentlich ältere auf 300 Jahre zurückschauende Kulturländereien Träger der Krankheit sein. Im Lüneburgischen führt die Krankheit den Namen Weißseuche, „Wittsück"[3]), eine Bezeichnung, welche zu Verwechslungen mit der Weißährigkeit Veranlassung geben dürfte. Der Name „Heidemoorkrankheit", der in Nordwestdeutschland angetroffen wird (Gehring[4]), Mayer[5]), Tacke, Arnd,

---

[1]) Elema, Landw. Zeitg. f. Drenthe-Niederlande.

[2]) Rademacher, B., Erfahrungen über das Auftreten und Verhüten der Urbarmachungskrankheit (Weißseuche) in Schleswig-Holstein. Nachrichtenbl. f. d. D. Pflanzenschutzd., 1931, Bd. 11, S. 10.

[3]) Meyer-Bahlburg, W., Die Bekämpfung der Weißseuche (Urbarmachungskrankheit) des Hafers. Deutsche L. Presse 1927, Bd. 54, S. 610.

[4]) Gehring, S., Die „Urbarmachungskrankheit" des Hafers und ihre Bekämpfung mit Kupfersulfat. Oldenburg. Landw.-Blatt 1928, Bd. 76, S. 409.

[5]) Mayer, A., Die chemische Erklärung der Heidemoorkrankheit. D. Landw. Presse, 1928, Bd. 55, S. 282.

Hoffmann und Pook[1]), trifft im wesentlichen die ökologischen Voraussetzungen. In einigen Gegenden Holsteins ist die Krankheit nach Rademacher unter dem Namen Zangel bekannt. Beschrieben wurde die Krankheit zuerst von Hudig und Meyer[2]). In den Sandgegenden Hollands war sie bei den Ödland-Meliorationen und Straßenbauten in steigendem Maße in Erscheinung getreten und hatte sich in sehr humusreichen Feldern in solchen Depressionszuständen geäußert, daß der Wert der Meliorationen überhaupt zweifelhaft wurde. In Holland kommt die Krankheit nicht allein auf Sandböden vor, sondern auch auf stark anmoorigen Tonböden mit ziemlich starker Humusanreicherung. Es war schon ziemlich lange bekannt, daß auf Heideböden, wo sich „Heidemoor" oder schwarzer Heidehumus von „speckigem" Aussehen gebildet hat, gerade dieser Humus für die Kultur gefährlich war, wenn nicht eine Ackerkrume mit starker Sandbeimischung hergestellt werden konnte. Pflanzengeschichtlich ist nach Hudig dieser gefährliche Heidehumus oder dieses „Heidemoor", wie man in den Niederlanden sagt, eine Anreicherung von Resten von *Calluna vulgaris*, *Erica tetralix*, welche einer Art Vertorfungsprozeß unterworfen sind, indem die betreffenden Stellen im Winter entweder dauernd unter Wasser stehen oder durchnäßt sind und im Sommer austrocknen. Überwiegend trifft man diese Bildung an den Rändern der Hochmoore, an den Ufern der Heideseen und Tümpel und bei Niederungsmoor an. Auch auf hoher Heide, welche auf lehmhaltigem Sande gebildet ist, hat Hudig manchmal diesen schwarzen speckigen Humus angetroffen. Nicht allein kann man die Krankheit beobachten auf den Humus-Sandmischungen, deren Humus aus den Pflanzenresten obengenannter Gegenden gebildet wurde, sondern man trifft sie auch dort an, wo der Humus der Neukulturen aus Waldtorf oder aus reinem Niederungsmoor stammt. Besonders aber hat solcher Waldhumus, der teilweise zu einer torfartigen Substanz humifiziert wurde, in Holland einen sehr schlechten Ruf.

In Schleswig-Holstein sind es in erster Linie nach Rademacher nicht die abgetorften Hochmoore oder die Niederungsmoore, sondern die trockenen Heidemoore, welche die Krankheit fördern, wenn die Krankheit auch auf den erstgenannten Flächen keineswegs fehlt. An der Bildung des Heidetorfes ist nach Rademacher am stärksten *Calluna vulgaris* beteiligt, in geringerem Maße auch *Erica tetralix*, verschiedene Cyperaceen, Juncaceen und Flechten. Eine bestimmte Beziehung der Krankheit zur torfbildenden Flora konnte Rademacher nicht erkennen. Die Torfschicht auf diesen Moorheiden ist von wechselnder, meist aber von geringer Mächtigkeit, sie liegt vielfach auf Bleichsand, unter dem Ortstein steht. Besonders heftig tritt die Krankheit an den Rändern abgetorfter Moorlinsen zutage. Dieser Heidehumus ist um so gefährlicher, je lockerer er liegt und je weniger er mit Sand untermischt ist. Er trocknet leicht

[1]) Tacke, B., Arnd, Th., Hoffmann, W., und Pook, A., Die Urbarmachungskrankheit oder Heidemoorkrankheit. Mitt. d. Ver. z. Förderung der Moorkult. 1929, Bd. 47, S. 247.

[2]) Hudig, J., und Meyer, C., unter Mitwirkg. von Goodyk, J., Über die sogenannte „Urbarmachungskrankheit" als dritte Bodenkrankheit. Zeitschr. f. Pflanzenern. u. Düng. 1926, Teil A, Bd. 8, S. 14.

Siehe auch Osvald, H., Gulspetssjukan och andra marksjukdomar. Svenska Moskulturför. Tidskr. 1930, Bd. 44, S. 217.

aus, ist pulverig, puffig und sehr schwer durch Regen wieder anzufeuchten, so daß er vom Winde leicht verweht wird. Rademacher berichtet auch von Fällen, in denen die Krankheit auf Sandheiden auftritt, deren Humusgehalt ganz gering war. — Daß der Wasserhaushalt des Bodens eine wesentliche Rolle bei der Entstehung der Urbarmachungskrankheit spielt, hält Rademacher für sicher. Der besonders geartete Humus dieser Böden bringt die spezifischen Symptome der Urbarmachungskrankheit hervor, welche sich von den Symptomen des üblichen Wassermangels auf normalen Böden unterscheiden. Rademacher hat seine Ansicht, daß die Trockenheit die Krankheit begünstigt, durch zahlreiche Beobachtungen belegt. So trat die Krankheit im Frühsommer 1930 nach dem ungewöhnlich niederschlagsarmen Sommer 1929 und Winter 1929/30 und einem günstigen Frühjahr, das allenthalben ein gewisses „Luxurieren" des Getreides herbeigeführt hatte, stark auf. Vor allem zeigte sie sich auf den an und für sich trockenen Heiden und auf zu scharf entwässerten Moorflächen. Bei trockengelegten Mooren ist die Randzone besonders gefährdet, da dort die Sohle der Entwässerungsgräben häufig auf Sand liegt. Wenn die Krankheit im allgemeinen mit einer Steigerung des Humusgehaltes zunimmt, so ist hierfür die Tatsache mit verantwortlich, daß der Humus gegenüber dem Sandboden schon bei weit höherem Gehalt an Wasser kein solches mehr abgibt. Von den verschiedenen Arten ist am meisten der Hafer für die Urbarmachungskrankheit disponiert, und zwar der Weißhafer mehr als der Schwarzhafer. Hudig spricht davon, daß das Sauergetreide generell empfindlich sei, doch stellt er auch den Hafer an die Spitze der Anfälligkeit. Von großem biologischen Interesse ist, daß sowohl in Holland als auch in Schleswig-Holstein die Gaurassen des Hafers (Lokalrassen) weniger mitgenommen werden. In Holland ist die schwedische Schwarzhafersorte Großmogul empfindlicher als die alte Landrasse „Schwarzer Präsident". In Schleswig-Holstein sind der alte Schwarzhafer und der Rauhhafer weitgehend widerstandsfähig gegen die Krankheit. Das Auftreten ist meist plötzlich, es kann sich innerhalb weniger Stunden vollziehen. B. Rademacher hat eindringlich darauf aufmerksam gemacht, daß die Standhaftigkeit alter Landrassen nicht zufällig ist. Eine unverstandene Verdrängung dieser „eingespielten" Landsorten hat vielfach zu einer größeren Unsicherheit der Erträge geführt. Praktisch gesund bleiben die Sorten: Oldenburger Schwarzhafer, Schwarzer Moorhafer (Moorversuchsst. Bremen), Hellgelber Moorhafer (Moorversuchsst. Bremen), Holländischer schwarzer Präsident, dazu zwei finnische, nicht im Handel befindliche Stämme. Interessant ist, daß die vier erstgenannten Sorten auch gegen die Dörrfleckenkrankheit und gegen Wassermangelstörungen auf normalen Wegen (Weißährigkeit, Flissigkeit) verhältnismäßig unempfindlich sind, während sonst in bezug auf diese drei Erscheinungen bei den verschiedenen Hafersorten durchaus nicht überall Parallelität besteht. Die Symptome der Urbarmachungskrankheit bei Hafer sind nach B. Rademacher folgende: Die Krankheit beginnt beim Hafer mit plötzlicher Weißfärbung und nachfolgendem Zusammenrollen der Blattspitzen bei den 5—6 Wochen alten, bisher normal gewachsenen Pflanzen, wodurch das ganze Feld einen weißgrünen Schimmer bekommt. Dieses erste Auftreten und die weitere Entwicklung der Krankheit ist weitgehend von der Wetterlage abhängig. Trockenes Wetter ver-

schärft ihren Verlauf. Bei feuchter Witterung kann die Weißfärbung der Blattspitzen ausbleiben oder sich wieder verwachsen, so daß die jüngeren Blätter und die Rispen kaum angegriffen erscheinen. Hält dagegen die Trockenheit an, so schreitet die Schädigung weiter fort. In ganz schweren Fällen kommt die Rispe gar nicht zum Ausschossen, sondern verjaucht schon im jungen Stadium innerhalb der Blattscheide, worauf der ganze Halm allmählich vertrocknet. In weniger schweren Fällen schoßt die Rispe zwar teilweise oder ganz aus, ist aber in der Ausbildung stark zurückgeblieben und gänzlich taub. Von hier aus bestehen je nach dem Grade der Störung alle Übergänge bis zur gesunden Pflanze mit gut ausgebildeten Rispen. Die vertrockneten kranken Rispen sind ebenfalls weißlich gefärbt. Soweit sie nicht ganz, sondern nur teilweise taub sind, ist folgende Erscheinung kennzeichnend: Wassermangel beim Hafer auf normalen Böden äußert sich je nach der Zeit seines Auftretens derart, daß im unteren Teil der Rispe die Ährchen entweder gar nicht zur Ausbildung kommen, „flissig" werden oder taub bleiben.

Weißspitzigkeit wurde auch bei anderen urbarmachungskranken Getreidearten beobachtet, beim Roggen bezeichnenderweise selten. In fortgeschrittenen Fällen kommt es zu einer abnormen Bildung hyperchlorophyllierter Seitenhalme, die lange grün bleiben und keine Ähren mehr bilden. Für die Praxis ist die Erscheinung besonders einprägsam, daß nach der Ernte auf „krankem" Lande aus den Stoppelresten immer wieder grüne Büschel auflaufen (Hudig).

In den Anfangsstadien ist es nicht immer leicht, die Symptome der Krankheit von den Symptomen des Stickstoffhungers und von Frostschäden zu trennen. In weniger schweren Fällen kommt es zur Ährenbildung und, da äußere Symptome fehlen, wird die Depression, welche die Krankheit verursacht, erst beim Dreschen offenbar. Latent bleibt die Krankheit nach Hudig[1]) meist bei Leguminosen. Äußere Symptome treten gar nicht oder erst spät auf, und die Auswirkung der Krankheit zeigt sich erst an den Erntegewichten. Gelegentlich wird an urbarmachungskranken Leguminosen ein widernatürlich langes Grünbleiben des Laubes und des Strunkes beobachtet. Bei Kartoffeln soll die Krankheit selten sein, aber gelegentlich an einer Hyperchlorophyllierung des Laubes und an der gehemmten Laubtracht zu erkennen sein. Graslandkultur auf urbarmachungskranken Böden ist fast unmöglich, da die meisten Grasarten sehr empfindlich sind. Nach der Neueinsaat verläuft nach Hudig anfangs alles normal, man ist sogar im zweiten Jahre noch mit dem Grasbestand zufrieden. Dann aber fängt die Verschlechterung an — allmählich verschwinden die guten Gräser, bis schließlich fast nur Weißklee und *Holcus lanatus*, das sich immer zeigt, übrigbleiben. Der Weißklee blüht ergiebig, doch bildet er wenig grüne Masse. Am Ende verschwindet auch der Weißklee, und in sehr schlimmen Krankheitsfällen bleiben selbst nur wenige Horste des Honiggrases und des Schafschwingels übrig. Dieser Florenwechsel ist nach Hudig so typisch, daß man, wenn ein Rückschlag zeitlich erfolgte, sofort an dem äußerlichen Bilde die Krankheitsursache entdeckt.

[1]) Hudig, J., und Meyer, C., unter Mitwirkung von Goodyk, J., Über die sogenannte „Urbarmachungskrankheit" als dritte Bodenkrankheit. Zeitschr. f. Pflanzenernährg. u. Düngung. Teil A, 1926, Bd. 8, S. 14.

Abb. 47. Die Wirkung von Kupfersulfat auf krankem Boden.
Von links nach rechts 0, 22, 44 und 66 mg, was ungefähr 20, 40 und 60 kg/ha entspricht. Nach Hudig.

Rademacher[1]) schlägt vor, die Urbarmachungskrankheit unter dem Sammelbegriff Weißährigkeit als Unterform zu führen. Es muß sich indessen noch zeigen, ob die Kupfertherapie (siehe weiter unten) auf die verwandten Fälle auszudehnen ist oder aber auf die eigentliche Urbarmachungskrankheit beschränkt bleibt.

In pflanzenhygienischer Hinsicht sind auf Böden, die zur Urbarmachungskrankheit neigen, folgende Gesichtspunkte zu berücksichtigen: Urbarmachungskranke Böden dürfen möglichst wenig tief gelockert werden (schon bei der Kultivierung). Je fester der Bodenschluß nach dem Untergrund hin, desto weniger, je lockerer der Boden, desto stärker tritt die Krankheit auf. Tiefes Pflügen ist zu vermeiden, Herbstfurche der Frühjahrsfurche vorzuziehen. Keine zu scharfe Senkung des Grundwasserspiegels! Was die Fruchtfolge anbelangt, so ist folgendes zu beherzigen: Die Krankheit tritt nach den Weidejahren schwächer auf und verstärkt sich, je mehr Pflugjahre das Land hinter sich hat. Daraus ergibt sich die zweckmäßige Stellung der gefährdetsten Frucht. Im Dreesch (nach Schleswig-Holsteinischem Sprachgebrauch ein zeitweilig dem Grasbau zugewiesenes und als Weide benutztes Ackerland) gelingt meist auch der Anbau einer empfindlicheren Hafersorte, als abtragende Frucht aber so gut wie nie. Nach Hackfrüchten tritt die Krankheit besonders stark auf, insbesondere nach Hackfrüchten in Stallmist. Keinen empfindlichen Hafer nach Hackfrüchten bauen!

Auch die beste Kunstdüngung ist kein Heilmittel gegen die Krankheit. Späte Kopfdüngung mit Stickstoff verstärkt gewöhnlich den Schaden noch. Eine frische Stallmistgabe verschlimmert zunächst die Krankheit, so daß der Stallmist nicht zu einer gefährdeten Frucht gegeben werden darf. Dem gegenüber ist aber eine allmähliche natürliche Verbesserung der kranken Böden nur durch öftere Zufuhr von gut gepflegtem Mist zu erreichen. Frische hitzige Kalkung trägt gleichfalls zu einer Verstärkung der Krankheit bei, nichtsdestoweniger ist die Erhaltung

[1]) Rademacher, B., Die Weißährigkeit des Hafers, ihre verschiedenen Ursachen und Formen. Arch. f. Pflanzenb. 1932, Abt. A, Bd. 8, S. 456.

eines richtigen Kalkzustandes notwendig. Mist- und Kalkzufuhr müssen also zu weniger empfindlichen Früchten erfolgen (Rademacher).[1])

Im Kupfer hat Hudig ein außerordentlich wirksames Mittel zur Heilung und Prophylaxe der Urbarmachungskrankheit gefunden. Die Dosierung liegt zwischen 20 und 100 kg Kupfersulfat je Hektar. Bei einer Menge von 100 kg soll die Wirkung drei bis vier Jahre anhalten. In Schleswig-Holstein hat das Mittel nach Rademacher noch keinen Eingang in die Praxis gefunden. Wie das Kupfer wirkt, ob etwa als Antagonist gegen die Aufnahme von Aluminium und damit zur Aufrechterhaltung der Wurzelsuffizienz und Wasserbilanz oder noch weitläufiger, darüber liegen noch keine genauen Untersuchungen vor (Abb. 47).

Degenerative Ernährungsstörungen

Der Rückgang der Vegetationsleistung vegetativ vermehrter Pflanzensorten, den man lange Zeit als „Altern" der Sorten auffaßte, gehört nur soweit zum Abschnitt Pflanzenernährung, als er durch eine falsche Ernährung verschärft oder durch gute Standortseinflüsse gemildert werden kann. Die Theorie des Alterns ungeschlechtlich vermehrter Pflanzen erfährt in diesem Handbuch an anderer Stelle durch H. Morstatt[2]) eine schärfere kritische Beleuchtung. Bevor hier die Störungen des Stoffwechsels beschrieben werden, die bei der Degeneration („Abbau") gewisser Pflanzenorgane angetroffen wurden, ist es notwendig, einen Überblick über die ernährungsphysiologisch wichtige Frage „Degeneration und Milieu" zu geben. In manchen Fällen kann man die Degenerations-Vorgänge geradezu als „Störungen des ökologischen Gleichgewichts" bezeichnen. Die ökologischen Zusammenhänge sind jüngst von Merkenschlager und Klinkowski[3]) an der Geschichte der Kartoffelsorte *Magnum bonum*, einem Schulbeispiel des Abbaus, eingehend dargestellt worden. Die Sorte *Magnum bonum* trat 1876 von England aus ihren Weg an. Ihre Expansion erfolgte sprunghaft. Im Jahre 1890 hat sie in allen Weltteilen Fuß gefaßt. Der erste Rückschlag wird im Jahre 1892, im Gefolge des klimatisch scharf charakterisierten Trockenjahres von 1891 fühlbar. Das Jahr 1904 schlägt eine empfindliche Bresche in ihr Areal. Im Nachbau 1905, dem Jahr, in dem durch O. Appel die Blattrollkrankheit der Kartoffel beschrieben wurde, wird die Degeneration der Sorte weithin sichtbar (Abb. 48). Das heiße Jahr 1911 gibt der erschütterten Organisation der Sorte den Rest. Von 1912 an zerbröckelt das Areal der „Großen Guten" vollends. Die Rückschläge in den genannten Jahren sind aber nicht so, daß sie für alle Kartoffelgebiete gleichermaßen offen zutage lagen. Nach Trockenjahren liefern die guten Kartoffellagen sogar eine gesteigerte Knollenvitalität.

---

[1]) Rademacher, B., Praktische Maßnahmen gegen die Weißseuche (Urbarmachungskrankheit). Landw. Wochenbl. f. Schleswig-Holstein, 1932, Bd. 82, S. 176.

[2]) Morstatt, H., Entartung, Altersschwäche und Abbau bei Kulturpflanzen, insbesondere der Kartoffel. Naturw. u. Landw. 1925, Heft 7.

Morstatt, H., Degeneration bei Kulturpflanzen und die Frage ihres Vorkommens bei Sisal. Tropenpflanzer, 1931, Bd. 34, S. 95.

Morstatt, H., Blattkrankheiten der Sisalagave. Der Tropenpflanzer, 1930, Bd. 33, S. 307.

[3]) Merkenschlager, F., und Klinkowski, M., Der Rückzug der Kartoffelsorte *Magnum bonum* nach Skandinavien im Lichte der ökologischen Abbautheorie. Arb. d. B.R.A., 1931, Bd. 18, S. 431.

Abb. 48. Die Staude rollt.

Die klassische Starrtracht *(Magnum bonum)*. Kalimangel führt zum „Flaggbild" bei Durstnot, Kaliübersalzung und Phosphorsäuremangel zum „Starrbild". Nach Merkenschlager.

In den Lagen zweiten Grades wurde die Vitalität zerstört. So kam eine Konstellation zustande, für die man keine Erklärung fand, bis unsere Anschauungen über die Relativität der Bodentrockenheit und über die Bedeutung der Wasserbilanz reifer geworden waren. Die Küstenform *Magnum bonum* zog sich nach einer „luxurierenden Expansion" über klimafremde Zonen, in denen der Umwelt-

reiz zu Höchststeigerungen der Vegetationsleistung für einige Jahrzehnte führte, in die skandinavischen Breiten zurück, wo sie heute noch im Vollbesitz ihrer vitalen Kräfte ist, während sie bei uns fortschreitender Degeneration zum Opfer fiel. Einige insuläre Restvorkommen gibt es auch noch in Deutschland. Klimatisch und geologisch lehnen sich die Rückzugsnester deutlich an die Landschaften an, welche mit den „Urkartoffellandschaften" gewisse Eigenschaften gemeinsam haben (Nebel- und Taugebiete). Die Zusammenhänge zwischen Vitalität und Sexualität, Abbau und Asexualität erscheinen so in neuem Lichte.

Daß die experimentellen Untersuchungen über die Biochemie degenerativer Vorgänge in der Hauptsache an der Kartoffel durchgeführt wurden, liegt an der großen praktischen Bedeutung dieser Kulturpflanze. Wenn im folgenden die bisherigen Ergebnisse der Diagnostik des Kartoffelabbaues kurz dargelegt werden, muß die Frage offen bleiben, ob und inwieweit diese Befunde auf andere Arten, beziehungsweise auf pflanzliche Degenerationsvorgänge überhaupt übertragen werden können.

Daß in abbaukranken Kartoffeln der Eiweißstoffwechsel (siehe Kapitel Pathologie des Eiweißstoffwechsels) Abweichungen von der Norm zeigt, wurde mehrfach festgestellt (Boas[1]). Die vieldiskutierte Abbautheorie von Lindner[2]) (Amidtheorie) liegt in dieser Richtung, ebenso die „Aminosäuretheorie" Krügers, Gesichtspunkte, die wir hier nur in Stichworten wiedergeben können. Das Studium des Eiweißstoffwechsels führte indessen ebensowenig zum Verständnis des Ursachenkomplexes des Abbaus wie das Studium des Kohlehydratstoffwechsels („Stärkeschoppung"). Schon sehr frühzeitig lenkten die enzymatischen Vorgänge in der Abbaupflanze das Augenmerk auf sich. Sorauer[3]) stellte die Blattrollkrankheit der Kartoffel geradezu zu den „enzymatischen Krankheiten". Auf die späteren „Diastase"-Untersuchungen von Neger[4]) und die Katalaseuntersuchungen von Boas[1]) und Klinkowski[5]) kann hier bloß verwiesen werden. Es zeigten sich immer Anhaltspunkte dafür, daß im Abbauproblem enzymatische Fragen eine große Bedeutung haben, aber die meisten der Untersuchungen führten zu Ergebnissen, die zunächst „paradox" erscheinen mußten. So fand Neger eine erhöhte größere Diastasemenge in Blättern mit Stärkeschoppung.

---

[1]) Boas, F., Beiträge zur Kenntnis des Kartoffelabbaus. Zeitschr. f. Pflanzenkr. 1919, Bd. 30, S. 172.

[2]) Lindner, G., Die Bedeutung der chemischen Zusammensetzung für den Abbau der Kartoffeln. Deutsche Landw. Presse, 1926, Bd. 53, S. 539.

Gegner der „Amidtheorie":

Krohn, H., Wertbestimmungen des Kartoffelpflanzgutes durch neue Keimprüfungsmethoden und analytische Untersuchungen. Bot. Archiv, 1929, Bd. 25, S. 444—446.

Grüntuch, R., Untersuchungen über den N-Stoffwechsel unterirdischer Reservestoffbehälter. Planta, 1929, Bd. 7, S. 419.

[3]) Sorauer, P., Die angebliche Kartoffelepidemie, genannt die „Blattrollkrankheit". Intern. phytopath. Dienst, 1908, Bd. 1, S. 34.

[4]) Neger, H. W., Die Blattrollkrankheit der Kartoffel. Zeitschr. f. Pflanzenkr. 1919, Bd. 39, S. 31.

[5]) Klinkowski, M., Beiträge zur Kenntnis der Kartoffelknollenkatalase. Arb. d. B.R.A., 1932, Bd. 20, S. 91.

Klinkowski ermittelte in abbaukranken Knollen nach der Ernte eine sehr hohe Katalase-Wirkung, gegen das Frühjahr hin aber eine sehr geringe, während Vitalknollen diesen scharfen Abfall nicht zeigten. Marx und Merkenschlager[1]) haben gefunden, daß Kartoffelpulver (im Vakuum getrocknet) von degeneriertem Kartoffelfleisch stärker reduzierend auf Kaliumpermanganat und Natriumselenit wirkt als das Pulver gesunden Fleisches. Boas machte die Beobachtung, daß die Abbauknolle bei Sauerstoffabschluß eine stärkere Zymasetätigkeit (intramolekulare „Atmung", richtige Spaltung) als die gesunde zeigt.

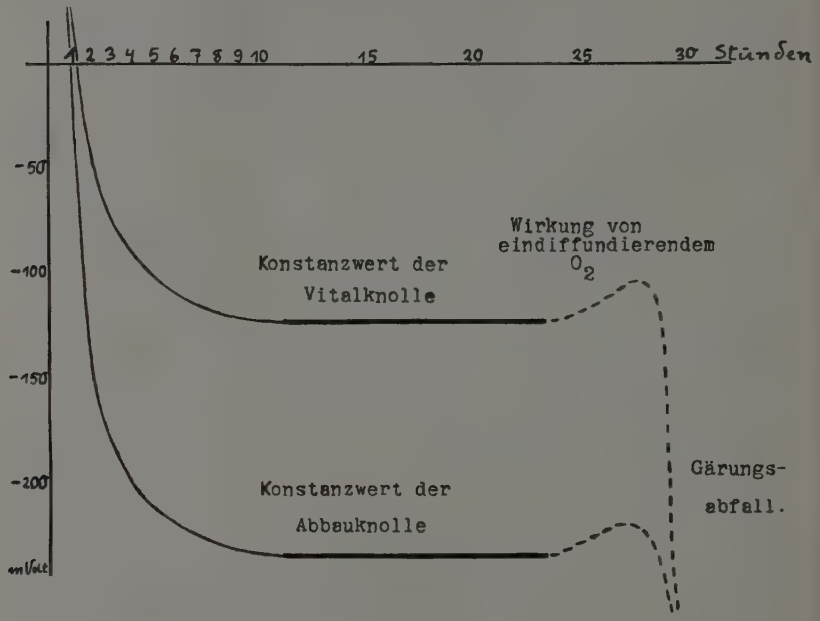


Abb. 49. Potentialeinstellung einer Abbauknolle und einer Vitalknolle. Nach Hey.

Alle diese Untersuchungen konnten zunächst nur den Charakter von Vorstudien zum Problem des Abbaus haben, ihrer praktischen Auswertbarkeit standen methodische Schwierigkeiten entgegen. Unterdessen sind einige Arbeiten erschienen, welche der praktischen Diagnostik eine festere Grundlage verschaffen. Hey[2]) hat, angeregt durch die Versuche, die Wartenberg mit Obstabbauböden machte, festgestellt, daß das Oxydations-Reduktionspotential, das sich in den Reibsäften gesunder und abgebauter Knollen bildet, den Vitalitätsgrad der

[1]) Marx, Th., und Merkenschlager, F., Beobachtungen und Untersuchungen über den Verlauf des Kartoffelabbaues. Arb. d. B. R. A., 1932, Bd. 19, S. 413.

[2]) Hey, A., Die Diagnose des Abbaugrades von Kartoffelknollen durch elektrometrische Messung. Arb. d. B.R.A., 1932, Bd. 20, S. 79.

betreffenden Knolle deutlich widerspiegelt und Bechhold[1]) hat gefunden, daß die Ausdehnung eines dunkelfarbigen Hofes, der sich um ein in das Kartoffelfleisch getriebenes Kupferblech bildet, einen Schluß auf die vitalen Werte der Knolle gestattet. Beide Methoden sind einer eingehenderen Darlegung wert. Die erste Methode scheint den Vorzug der größeren Sicherheit, die zweite den größerer Einfachheit zu haben.

Redoxpotentialmessungen in biologischen Systemen wurden zum erstenmal von Gillespie[2]) angewandt, der Potentialunterschiede in anaeroben Bakterien-

Abb. 50. Stauden der Sorte *Magnum bonum* mit verschiedenen Abbauwerten im gleichen Wachstumsalter.

Kümmerwuchs, Nanismus der Blätter, später Kriechform, Sproßspitze nur schwach geotropisch reizbar. Vor dem Absterben wuchsen aus den Blattachseln der Triebspitzen stolonenartige Gebilde.

Kräuseln und Mosaik.

Gesund.

Die Zahlen bedeuten den potentiometrisch gemessenen Abbauwert der Knollen. Nach Hey.

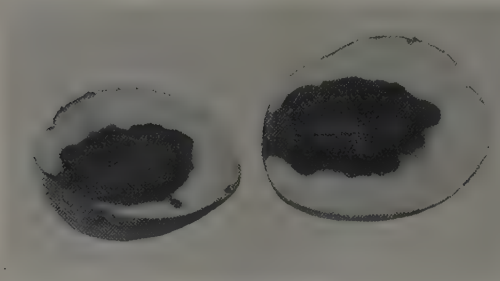
kulturen nachwies und das gemessene Potential als Redoxpotential deutete. Nach ihm ist in wenigen Jahren eine umfangreiche Literatur über Redoxpotentiale entstanden, auf die im einzelnen nicht eingegangen werden kann. Clark[3]) und Michaelis[4]) geben in ihren Arbeiten ein umfassendes Bild über die theore-

[1]) Bechhold, H., und Erbe, F, unter Mitarbeit von Silbereisen, K., und Back, F., Studie über die Kolloidstruktur der Kartoffelknolle. Arb. d. B. R. A., 1932, Bd. 20, S. 111.

[2]) Gillespie, L. J., Reduction potentials of bacterial cultures and of water logged soils. Soil Sci., 1920, Bd. 9, S. 199ff.

[3]) Clark, W. M., Studies on reversible oxydation-reduction in organic systems. Chem. Review, 1926, Bd. 2, S. 127ff.

[4]) Michaelis, L., Oxydations-Reduktionspotentiale. Monogr. a. d. Gesamtgebiet d. Physiologie d. Pflz. u. Tiere. Berlin 1929, 17.



Sorte Dir. Johannsen-Schlawe (vital).
7 Std. bei 37° C, anschließend 17 Std. bei 20° C. Nach Bechhold.

Dir. Johannsen-Dahlem (abgebaut).
7 Std. bei 37° C, anschließend 17 Std. bei Zimmertemperatur. Nach Bechhold.

Abb. 51. Kupferprobe.

tischen Grundlagen der Redoxpotentiale. Auf diese Arbeiten und die dort angeführte Literatur muß an dieser Stelle verwiesen werden. In den Versuchen von Hey wurden die zu prüfenden Säfte durch eine KCl-Brücke in Doppel-Halbelementen gegen eine gesättigte Kalomelelektrode als Bezugsgröße geschaltet und die Kette mit einem Kompensationsgerät verbunden. Als Kompensationsgerät diente eine Trénelapparatur, an die ein Kapillarelektrometer angeschlossen war. Die Potentialeinstellung jeder Probe geht in einer bestimmten Zeit vor sich und wird in einer Zeitkurve festgelegt. Bezugsgröße ist das konstante Potential der Kalomelelektrode (Abb. 49); gemessen wird in Millivolt. Vergleichsbasis der Einzelmessungen ist der Konstanzwert der Zeitkurve, d. h. der Zeitpunkt, an dem die Kurve konstant wird. Wird z. B. eine Kurve bei — 150 mV konstant, so ist das Potential des gemessenen Knollenfleisches Ec — 150 mV, d. h. das Potential ist 150 mV negativer als das Potential der Kalomelelektrode.

Dadurch, daß Hey die eine Hälfte der Knolle zur Redoxbestimmung verwendete, die andere Hälfte aber auspflanzte, erhielt er ein klares Bild von den Beziehungen des Vitalwertes zum Redoxpotential. Bei der Auswertung eines großen Versuchsmaterials ergab sich eindeutig, daß der Potentialwert einer Kartoffelknolle in direkter Beziehung zu ihrer Vitalität steht (Abb. 50). Alle Knollen mit einem Potentialwert zwischen Ec — 80 mV und Ec — 150 mV (niedrige Abbauwerte) ergaben gesunde Stauden (Vitalgruppe). Eine zweite Gruppe liegt in einer „kritischen" Zone, die ungefähr von Ec — 150 mV bis Ec — 190 mV reicht. Eine dritte Gruppe (Abbaugruppe) liegt im Bereich der Potentialwerte von Ec — 190 mV bis Ec — 340 mV (hohe Abbauwerte).

Bechhold[1]) hat beobachtet, daß um ein Kupferblech, das in die Knolle getrieben wird, sich ein Hof oxydierter Substanzen bildet und daß dieser Hof bei der Vitalknolle größer ist als in der Abbauknolle (Abb. 51). Der Primärvorgang besteht in der Lösung des Kupfers, das dann als Katalysator oxydativer Vor-

[1]) Bechhold, H., und Erbe, F., unter Mitarbeit von Silbereisen, K., und Back, F., Studie über die Kolloidstruktur der Kartoffelknolle. Arb. d. B.R.A., 1932, Bd. 20, S. 111.

gänge wirkt. Außer dem Luftsauerstoff scheinen auch andere Sauerstofflieferanten beteiligt zu sein. Ist während der Einwirkung des Kupferblechs der Luftzutritt an der Eintrittstelle verhindert, so hat das keinen Einfluß auf die räumliche Ausbreitung der Verfärbung.

Die degenerativen Vorgänge gehen zunächst latent vor sich, das heißt ohne scharfe äußere Symptome. In ihren ersten Stadien scheinen diese Vorgänge sogar zu einem „luxurierenden" Wachstum zu führen (Marx und Merkenschlager[1]). Es sind überaus komplizierte Zusammenhänge, die in den degenerativen Prozessen auftauchen. Soweit sie chemisch faßbar sind, gehören sie in das Schlußkapitel des Abschnitts „Pflanzenernährung und Pflanzenkrankheiten". Sie leiten bereits zu einem anderen Fragenkomplex („Virus") über, der die Frage der Übertragbarkeit degenerativ wirkender Faktoren zum Gegenstand hat.

[1]) Marx, Th., und Merkenschlager, F., Beobachtungen und Untersuchungen über den Verlauf des Kartoffelabbaues. Arb. d. B. R. A. 1932, Bd. 19, S. 413.

Zweiter Abschnitt

Klima und Witterung als Ursachen nichtparasitärer Pflanzenkrankheiten

Von

Regierungsrat Dr. E. Hiltner

Bayerische Landesanstalt für Pflanzenbau und Pflanzenschutz, München

Einführung.

I. **Licht und Strahlung.** Klimatologische und meteorologische Hinweise. Physiologische Hinweise. Lichtüberfluß. Tageslänge, Photoperiodismus, Saatzeit. Lichtmangel. Die Schattentracht der Gehölze. Kohlensäuregehalt der Luft. Kosmische Einflüsse.

II. **Temperaturbedingungen.** Klimatologische Hinweise. Thermische Pflanzengrenzen, Wärmesummen, Phänologie. Physiologische Hinweise. Kälteeinflüsse und Wärmemangel. Wärmeüberschuß. Die Herkunft des Saatgutes und dergleichen. Abhängigkeit des Gehaltes der Pflanzen an Ölen, Aroma, Duft- und medizinisch wirksamen Stoffen vom Klima.

III. **Der Kreislauf des Wassers.** Klimatologische und meteorologische Hinweise. Physiologische Hinweise. Zu hohe Luftfeuchtigkeit. Wassermangel — Trockene Luft. Glasigkeit und Hartschaligkeit des Saatgutes als Ausdruck kontinentaler Klimaeinflüsse oder trockener Ausreifezeit. Die Dürre. Stoffwechselpathologische Erscheinungen einiger Kulturpflanzen in ihrer Abhängigkeit vom Klima.

IV. **Die Wirkungen des Windes.** Die Bedeutung des Waldes für das Pflanzenklima.

Einführung

Die Pflanze, der Rhythmus ihrer Entwicklung, Zeit und Kraft ihres Blühens und Fruchtens, Vegetationsruhe und Wiedererwachen, kurz, ihr ganzer Lebenslauf von der Keimung bis zum Absterben ist im wesentlichen abhängig von den Bedingungen der Umwelt, wie sie durch das Klima und den Gang der Witterung, durch die Art des Bodens und seiner Nährstoff- und Wasserführung gegeben sind.

Da aber die Bildung des Bodens, im allgemeinen der obersten Verwitterungsschicht der Erdrinde mit ihrer Beimengung von Pflanzen- und Tierresten und ihrem organischen Leben, selbst wieder nach der für ihn charakteristischen Art und Zusammensetzung vom herrschenden Klima beeinflußt und in bestimmte Bahnen gelenkt wird, so kann man sagen, daß unmittelbar oder mittelbar das Klima und seine Folgeerscheinungen für das Leben der Pflanze ausschlaggebend sind. Das Gepräge der Pflanzenwelt wird daher wesentlich vom Klima bestimmt, und umgekehrt prägt sich das Klima einer Gegend am auffallendsten im Charakter und Vegetationsrhythmus ihrer Pflanzenwelt aus. Köppen[1]) bezeichnete nun be-

[1]) Köppen, W., Die Klimate der Erde. Berlin u. Leipzig 1923; 2. Aufl. = Grundriß der Klimakunde, Berlin u. Leipzig 1931.

stimmte Klimabereiche der Erde durch solche Pflanzen oder Pflanzengruppen, welche dort und unter Umständen nur dort die ihnen zusagenden Lebensbedingungen finden, die also sozusagen in ihrem physiologischen Verhalten auf die Einwirkung eines charakteristisch nach Art und Menge der Einzelklimaelemente zusammengesetzten Komplexes, eben des Klimas, „abgestimmt" sind.

Bringt man solche Pflanzen unter andere klimatische Einflüsse, auf die sie nicht „abgestimmt" sind, so werden sie je nach den ihrer Art eigenen morphologischen und physiologischen Möglichkeiten und je nachdem, in welcher Richtung die Klimaänderung erfolgt, in ganz bestimmter Weise reagieren. Die physiologischen Vorgänge der Pflanze, ihr Stoffwechsel und auch ihre morphologische Ausbildung werden sich in der Richtung eines Gleichgewichtszustandes mit den neuen Umweltfaktoren verschieben. Liegen von vornherein in ihrer Konstitution die Möglichkeiten zur Erreichung eines solchen Gleichgewichtes nicht, so wird die Pflanze nach kürzerer oder längerer Zeit unter mehr oder weniger sichtbaren Krankheitserscheinungen eingehen. In dem Maße hingegen, in dem die Möglichkeiten zur Umstimmung auf die neue Umwelt gegeben sind, werden physiologische Ausgleichsvorgänge mit den Umweltfaktoren einsetzen. Diese Ausgleichsvorgänge, welche die Folge der verschiedensten ineinandergreifenden Kräfte und Gegenkräfte darstellen, können unter Umständen unter durchaus abnormen und echten oder nur scheinbar pathologischen Erscheinungen vor sich gehen oder aufrecht erhalten werden, und zwar namentlich dann, wenn sie nicht bis zur Erreichung eines zusammenschwingenden „Gleichgewichts"[1]) der vielseitigen Lebensvorgänge der Pflanze untereinander führen. Ist dieses Gleichgewicht aber vorhanden, so ist die Pflanzenart ihren Umwelteinflüssen „angepaßt"; sie befindet sich nach dem von Werneck-Willingrain[2]) geprägten Begriff im „ökologischen Gleichgewicht" mit ihrer Umwelt.

Im Rahmen dieses Abschnittes interessieren von den Umwelteinflüssen jene des Klimas und der Witterung; es ist aber auch klar, daß sich diese infolge der Vielfältigkeit gegenseitiger Abhängigkeiten nicht völlig losgelöst von den Einwirkungen des Bodens und der Ernährung behandeln lassen. So können sich die für eine Pflanzenart günstigsten ökologischen Bedingungen, was das Klima anlangt, nicht unbeträchtlich verschieben, wenn die Einflüsse des Bodens und der mineralischen Ernährung künstlich geändert werden. Dieser Umstand spielt gerade bei den Kulturpflanzen eine Rolle und läßt es nicht ohne weiteres zu, von dem klima-ökologischen Optimum der Wildpflanze auf das der verwandten Kulturpflanze zu schließen.

Es erscheint hier wichtig, den Sammelbegriff „Klima" kurz zu umreißen und gegen den Begriff „Witterung" abzugrenzen. Klima

[1]) Da die Umweltfaktoren, besonders die meteorologischen, wie Temperatur, Licht, Feuchtigkeit u. dgl., einem dauernden, mehr oder weniger rhythmischen Wechsel unterworfen sind, befinden sich auch die Pflanzen bzw. ihre Lebensvorgänge ständig im Flusse zum Ausgleich mit diesen veränderlichen Einflüssen. „Gleichgewicht" kann daher hier nur im Sinne einer schwingenden, aber nicht im Sinne einer völlig ausbalancierten und stillstehenden Waage verstanden werden. Ein starres Gleichgewicht wäre mit dem Flusse des Lebens nicht vereinbar.

[2]) Werneck-Willingrain, Pflanzenbau auf pflanzenphysiologischer Grundlage. Pflanzenbau I, 1924/25, 393, 419, 1925/26, II, 7.

ist das meteorologische Gesamtbild, das sich im Mittel vieler Jahre aus dem Zusammenwirken aller meteorologischen Elemente bei ortsüblichem Verlauf der Witterung für eine bestimmte Gegend oder einen bestimmten Ort ergibt. „Klima" ist also ein ortsgebundener, im allgemeinen ein geographischer Begriff. Die „Witterung" hingegen charakterisiert den Verlauf und den zeitlichen Wechsel der meteorologischen Elemente innerhalb einer bestimmten Zeitspanne.

Im Rahmen dieser Ausführungen können — vom Verhalten der Pflanze aus gesehen — größere Abweichungen des Witterungsganges von dem für eine Gegend normalen bis zu einem gewissen Grade als vorübergehende Klimaänderungen aufgefaßt werden.

Beides, Klima und Witterung, werden gekennzeichnet durch die meteorologischen Elemente, wie Luftdruck, Lufttemperatur, Luftfeuchtigkeit, Luftbewegung, Niederschlagsmenge, Sonnenscheindauer und deren gegenseitiges Verhältnis.

Das Vorherrschen oder Zurücktreten eines oder mehrerer solcher Klima- und Witterungsfaktoren ist abhängig von der geographischen Breite, der Höhe über dem Meere, dem Relief und der Beschaffenheit der Erdoberfläche, der Bodenneigung gegen die Waagrechte und gegen die Himmelsrichtung, der Entfernung vom Meer, von Schnee- und Eisdecken und nicht zuletzt von der Art der Pflanzendecke. Gerade letztere Tatsache zeigt, wie hier Ursachen und Wirkungen ineinandergreifen. So hat der Mensch durch Beeinflussung der Pflanzendecke auch das Klima geändert. Innerhalb eines Waldklimas hat er Steppenländer größten Ausmaßes entstehen lassen. Solche Vorgänge führten nach Passarge zu einer Disharmonie zwischen Klima und Landschaft. Disharmonische Landschaften sind teils Raublandschaften, teils Kulturlandschaften, wie die Oasen in den Wüsten.[1])

Eine Einteilung der Erde und begrenzter Gebiete nach Klimazonen ist von verschiedenen Forschern durchgeführt worden, auf deren Werke und kartenmäßige Darstellungen hier nur verwiesen werden kann.[2]) So beleuchtet das Werk „Die Klimate der Erde" von Köppen in großen Zügen die klimatischen Verhältnisse der verschiedenen Gebiete der Erde nach Gesichtspunkten, die auch für den Pflanzenphysiologen und Ökologen wertvoll sind. Zur Beurteilung kleinerer Gebiete ist es allerdings noch zu wenig unterteilt.

Spricht man von „Klimakrankheiten" der Pflanzen, so denkt man in erster Linie an jene Pflanzen, deren gesunde Entwicklung für den Menschen von lebenswichtiger Bedeutung ist. Unter diesen Pflanzen sind viele Arten, die der Mensch von Land zu Land getragen hat, die er oft zwingt zu wachsen und ihm Früchte

---

[1]) Passarge, S., Klima und Landschaften. Die Naturwissenschaften 17, 1929, 994.

[2]) Hann, Handbuch der Klimatologie 1883, 3 Bde., 3. Aufl., Stuttgart 1908—1911; Köppen, W., Die Klimate der Erde. Berlin u. Leipzig 1923, 2. Aufl. 1931 = „Grundriß der Klimakunde"; ders., Versuch einer Klassifikation der Klimate 1901; Handbuch der Klimatologie, herausgegeben von W. Köppen u. R. Geiger, Berlin, 5 Bde. 1930—1931; Hettner, Die Klimate der Erde, Berlin 1930; W. R. Eckardt, Klima u. Leben, Samml. Göschen 1912; ders., Grundzüge einer Physioklimatologie der Festländer 1922; vgl. auch: Rubner, K., Die pflanzengeographischen Grundlagen des Waldbaus. Neumann, Neudamm 1924; Cajander, Zur Lage der gegenseitigen Beziehungen zwischen Klima, Boden und Vegetation. Acta forestalia fennica H. 21, 1921.

zu tragen unter klimatischen Verhältnissen, die ihrer Konstitution gar nicht mehr voll entsprechen, die sich am aufgezwungenen Standort oft nur scheinbar ganz gesund entwickeln, deren „Anpassung" aber doch nicht so weit geht, daß sie nicht bald wieder verschwinden würden, würde der Mensch nicht das freie Kräftespiel der Natur beeinflussen und dem Klima- und Bodencharakter besser angepaßte Pflanzen an der Vorherrschaft verhindern.

Es ist daher zu erwarten, daß, wie bei Mensch und Tier, so auch bei den Pflanzen viele Störungen ihrer normalen Lebensvorgänge durch Klima- und Witterungseinflüsse nur schwer erkennbar sind oder äußerlich ganz verborgen bleiben, weshalb es unmöglich erscheint, eine scharfe Grenze zwischen gesunder und kranker Pflanze zu ziehen. Ihre Wandlungsfähigkeit, mit der sie sich einer neuen Umwelt anpaßt, die physiologischen Ausgleichsvorgänge, die als Folge bestimmter Einwirkungen einsetzen, wird der Mensch in manchen Fällen, in denen sie ihm erwünschte Eigenschaften der Pflanze bedeuten, als der gesunden Pflanze eben eigentümlich ansehen, in anderen Fällen aber, in denen sie seinen Interessen zuwiderlaufen, als Krankheiten auffassen. Sehr hohe Fruchterträge können vom Standpunkt der Pflanze aus gesehen schon Krankheit, vom Standpunkt des Menschen aber Gesundheit bedeuten. Ein Absinken der Ertragsfreudigkeit einer Pflanzenart im Laufe der Jahre kann dem Menschen als krankhafter Abbau erscheinen, während es sich vielleicht um die Folge eines ganz gesunden Ausgleichsvorganges im Sinne der Anpassung an die aufgezwungenen Standortsverhältnisse handelt. Manche aus südlicheren in nördliche Länder eingeführte Pflanzenarten, man denke nur an den Wein, enthalten die größte Fülle ihrer Duftstoffe und ihres Aromas nahe der Grenze, die klimatisch ihrem weiteren Vordringen oder Anbau im Norden gezogen ist. Merkenschlager (S. 392) hat den Satz geprägt: „Das Aroma ist das Produkt der Hemmungen." Mit letzterem Wort ist aber das Gebiet der Stoffwechselpathologie zum mindesten gestreift.

In den folgenden Abschnitten sind im allgemeinen den pathologischen Erscheinungen Hinweise auf die klimatologischen und physiologischen Grundlagen sowie solche auf die normalen Reaktionen der Pflanzen bei Einwirkung der einzelnen meteorologischen Elemente vorausgeschickt.

Der Umstand, daß der Einfluß eines Klimaelementes kein für sich feststehender, sondern immer ein von den Wirkungen aller übrigen Elemente verhältnisbedingter ist, läßt die Aufteilung des gegebenen Stoffes in die Hauptgruppen Licht, Temperatur, Wasser und Wind als eine zur Erreichung der Übersichtlichkeit zwar praktisch und zwangsläufig notwendige, aber keineswegs ganz befriedigende Lösung erscheinen. So bringt es die Verzahnung der einzelnen Ursachenkomponenten mit sich, daß es bei manchen Krankheiten nicht ohne weiteres zu entscheiden ist, in welchen Abschnitt sie einzufügen sind. Es kann z. B. in Einzelfällen zweifelhaft sein, ob das Licht als solches, die damit verbundene Strahlungswärme oder schließlich die austrocknende Wirkung der letzteren die hauptsächlich krankheitauslösende Grundursache darstellt. Auch die Möglichkeit eines Wirkungsaustausches bzw. einer Ersetzbarkeit klimatischer Faktoren durch andere klimatische erschwert die Einordnung. Niederschlag kann unter bestimmten Verhältnissen durch Luftfeuchtigkeit ersetzt werden. Wind vermag wie Lufttrockenheit oder ähnlich wie austrocknende Wärme zu wirken. Besonders

von den Licht- und Temperaturbedingungen läßt sich bei ihrer engen Verknüpfung sagen, daß sie sich in vielen Fällen gegenseitig vertreten.[1]) Durch entsprechende Hinweise auf andere Abschnitte ist versucht, den Zusammenhang zu erhalten.

Es läßt sich nicht verhehlen, daß gerade heute jede Art zusammenfassender Darstellung nur einen Versuch bedeuten kann. Der Grund dafür ist u. a. in der Tatsache zu suchen, daß ein für die weitere Aufhellung der Beziehungen zwischen Pflanzenleben und Klima so wichtiges Teilgebiet der Meteorologie, nämlich das Klima der bodennahen Luftschicht, erst in den allerletzten Jahren, namentlich durch R. Geiger, eine eingehendere Beachtung und Bearbeitung gefunden hat.[2]) Bisher liegen aber nur Anfänge dazu vor, physiologische und morphologische Erscheinungen und Vorgänge der Pflanzen mit Klimaeigentümlichkeiten der bodennahen Luftschicht im Zusammenhang zu sehen. Wir wissen heute, daß die Verhältnisse der Temperatur, Luftfeuchtigkeit und dgl. in der bodennahen Luftschicht, im „Pflanzenklima", wesentlich von jenen abweichen können, welche die Wetterwarten gewöhnlich in 1,5—2 m Höhe (Menschenklima) feststellen. Letztere Werte können daher bei dem Herstellen von Zusammenhängen zwischen dem Auftreten von Pflanzenkrankheiten und dem Gang der Witterung nur relative, aber keine absoluten Grundlagen bieten. So hat E. Hiltner[3]) bei Vegetationsversuchen gefunden, daß die Neigung des Hafers zur Dörrfleckenkrankheit, wenn die Gefäße auf Tischen stehen, etwas größer sein kann, als wenn sie in Bodenhöhe aufgestellt werden und führt dies auf Unterschiede der Luftfeuchtigkeit zurück.

Zahlreich sind die Arbeiten über Abhängigkeit der Ertragshöhe vom Klimacharakter oder vom Gange der Witterung. Holdefleiß bringt diesbezügliche Beispiele in seinem Werk „Agrarmeteorologie — Die Abhängigkeit der Ernteerträge von Wetter und Klima".[4]) Da diese Arbeiten vorwiegend vom wirtschaftlichen Standpunkt aus durchgeführt wurden, geben sie meist nur statistische Feststellungen der erreichten Erntegewichte, gehen aber nicht auf die zugrunde liegenden biologischen Vorgänge ein. Vielfach ist nur der Einfluß des örtlich wichtigsten Klimaelementes, etwa des Niederschlags und seiner Verteilung, behandelt, ohne die verhältnisbedingten Beziehungen zu den übrigen Klimafaktoren oder die Verflechtungen mit dem physiologischen Apparat der Pflanze weiter zu berücksichtigen. Hinwiederum liegen manchen ausführlichen und materialreichen, vor allem älteren Veröffentlichungen Arbeitshypothesen zugrunde, die heute als unbefriedigend und überholt gelten.

So steht man heute einem im einzelnen sowohl auf der botanisch-physiologischen wie auf der landwirtschaftlich-praktischen Seite außerordentlich reichen Material gegenüber, dessen wissenschaftliche Verschmelzung zu einem alle Seiten umfassenden Bild erst begonnen hat. Vergeblich würde man etwa unter dem Begriff

[1]) Vgl. auch Rübel, E., Pflanzengesellschaften der Erde. Bern u. Berlin 1930, 37.

[2]) Geiger, R., Das Klima der bodennahen Luftschicht. Braunschweig, Vieweg & Sohn 1927.

[3]) Hiltner, E., Der Tau u. seine Bedeutung für den Pflanzenbau. Wiss. Arch. f. Landw. A. Bd. 3, 1930, 62.

[4]) Parey, Berlin 1930.

„Klimakrankheiten" in den Inhaltsübersichten der referierenden Zeitschriften eine Zusammenstellung der einschlägigen Arbeiten suchen. Im allgemeinen ist nur gelegentlich der auch vorhandene Einfluß der Klimafaktoren auf eine Krankheit berührt, und zwar meist, ohne daß der Titel der Abhandlung dies irgendwie erkennen läßt.

Licht und Strahlung

Klimatologische und meteorologische Hinweise

Da die grüne Pflanze die Fähigkeit, die Kohlensäure der Luft aufzunehmen und daraus Kohlehydrate zu bilden, nur bei Vorhandensein von Licht besitzt, ist das Licht die Voraussetzung alles höheren pflanzlichen und damit mittelbar alles höheren Lebens überhaupt. Das „Lichtklima" eines Ortes ist zunächst abhängig von der geographischen Breite. In den Tropen sind Tages- und Nachtlänge auch zur Zeit der Sommer- und Wintersonnenwende nicht allzu verschieden, und die Sonne steigt mittags fast in den Zenit des Himmels. Je weiter man sich den Polen nähert, desto größer wird außerhalb der Zeiten der Tag- und Nachtgleiche der Unterschied zwischen Tages- und Nachtlänge, desto kürzere Zeit und desto weniger hoch erhebt sich im Winter die Sonne über den Horizont, soweit sie diesen überhaupt noch übersteigt. Je schräger aber die Sonnenstrahlen einfallen, desto länger ist ihr Weg durch die Lufthülle der Erde und desto mehr verliert die Strahlung an ihrer Energie, und zwar am meisten in den untersten, an Wasserdampf, Staub und dergleichen reichsten Schichten der Luft. Die Strahlen werden dabei teils in chemische Kraft oder in Wärme umgesetzt, teils durch Brechung oder Reflexion abgelenkt bzw. zerstreut und erreichen dann als diffuses, zerstreutes „Himmelslicht" auf Umwegen die Erde. Wir haben demnach zwischen „direkter Sonnenstrahlung", indirekter, diffuser oder dem Himmelslicht und der Summe beider, der Gesamtstrahlung, also Sonne plus Himmelslicht, zu unterscheiden. Je höher die Sonne am Himmel steht und auf einem je kürzeren Weg ihre Strahlen die Atmosphäre durchdringen, desto größer wird der verhältnismäßige Anteil der direkten Sonnenstrahlung sein. Es ergibt sich daher, daß, wenigstens theoretisch, der Faktor „direkte Sonnenstrahlung: zerstreutes Licht" mit der Annäherung an den Äquator zugunsten des Anteils der direkten Strahlung, mit der Annäherung an die Pole aber zugunsten des zerstreuten Lichtes geändert wird. Da mit zunehmender Höhe über dem Meere ebenfalls der Weg der Sonnenstrahlung durch die Atmosphäre ein kürzerer wird, so wird auch hier die Folge ein Zunehmen der Sonnenstrahlung und ein Schwächerwerden des Himmelslichtes sein. Besonders auffallend tritt diese Tatsache in höheren Lagen der Gebirge, wo die Luft ärmer an Wasserdampf und arm an Staub ist, in Erscheinung: Der Himmel verliert trotz strahlender Sonne seine Helligkeit und wird im Hochgebirge tief dunkelblau. Dies bedingt eines der charakteristischsten Kennzeichen des Hochgebirgsklimas, den großen Unterschied zwischen Sonnen- und Schattenseite nicht nur in bezug auf das Licht, sondern auch in bezug auf die damit verbundene Wärmestrahlung, von welcher ebenfalls der Schattenhang infolge des

geringeren diffusen Lichtes ungleich weniger erhält als in tieferen Lagen und in der Ebene.[1])

Die mittägliche Ortshelligkeit in Kiel beträgt nach Dorno[2]) weniger als die Hälfte derjenigen von Davos; zieht man nur die wolkenlosen Tage in Betracht, so übertrifft die Helligkeit in Davos jene von Kiel im Sommer um das 1,8fache, im Winter um das sechsfache und im Jahresdurchschnitt um das zweieinhalbfache. Die Sonnenhöhe macht sich dabei in der Weise geltend, daß die Gesamthelligkeit bei einem Sonnenstand von 65° achtmal größer ist als bei einem solchen von nur 10°. Beachtenswert sind auch Vergleiche von Rübel zwischen Wien und dem 2300 m hoch gelegenen Bernina-Hospiz. Schon bei 6° Sonnenhöhe kann auf dem Berninapaß das direkte Sonnenlicht dem zerstreuten gleich sein, in Wien aber erst bei 19° Sonnenhöhe. Im Durchschnitt sind die entsprechenden Sonnenhöhen 16° und 57°.[3])

Ein weiteres Kennzeichen des Lichtklimas im Hochgebirge ist sein Reichtum an kurzwelligen, insbesondere an ultravioletten Strahlen, denn die Atmosphäre absorbiert die verschiedenen Wellenlängen der Sonnenstrahlung verschieden stark, und zwar im allgemeinen die kurzwelligen stärker als die langwelligen (rot-ultra-rot). Die untergehende Sonne erscheint uns rot, weil auf dem langen Wege durch die tiefliegenden Dunstschichten die kurzwelligen, blau-violetten Strahlen stärker zerstreut und auch absorbiert werden als die roten Strahlen.

Nach Messungen von Elster und Geitel[4]) verhielt sich bei gleicher Sonnenhöhe der Reichtum an ultravioletten Strahlen in Wolfenbüttel bei 80 m über dem Meere, in Kolm-Seigurn bei 1600 m und auf dem Sonnblick bei 3100 m wie 38 : 72 : 92. Dabei ist nach Dorno[5]) die ultraviolette Strahlung in Davos im Sommer etwa 20mal so stark als im Winter.

Mit den vorangehenden Ausführungen ist schon angedeutet, wie verschieden das Lichtklima der verschiedenen Gegenden der Erde[6]) sowohl nach Gesamtstrahlung wie auch in bezug auf den Faktor „direkte Strahlung: zerstreutes Licht" und nach dem Anteil der verschiedenen Wellenlängen sein kann. Auch verschiebt sich nach Dorno[5]) der Anteil der verschiedenen Wellenlängen an der Gesamtstrahlung während des Jahres.

---

[1]) Vgl. Schröter, C., Das Pflanzenleben der Alpen. 2. Aufl., Zürich 1926. 66; Hiltner, E., Alpenklima, Alpensommer und Pflanzenleben. Jahrb. d. Ver. z. Schutze der Alpenpfl. 2. Datterer, Freising-München 1930.

[2]) Dorno, C., Meteorol. Ztschr. 1925, 81, 1927, 369; ders., Physik der Sonnen- u. Himmelsstrahlung, Bd. 63 der Serie „Die Wissenschaft", Braunschweig 1919; Fortschr. in Strahlungsmessungen. Meteorol. Ztschr., Braunschweig 1922.

[3]) Rübel, Vierteljahrsschrift der Naturf. Ges. in Zürich 53, 1908.

[4]) Elster u. Geitel, Beobachtungen betreffend die Absorption des ultravioletten Sonnenlichts in der Atmosphäre. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissenschaften in Wien Bd. 101, 1892; vgl. auch Hann, J., Handbuch der Klimatologie. 3. Aufl., Stuttgart 1908, 204.

[5]) Dorno, C., Himmelshelligkeit, Himmelspolarisation und Sonnenintensität in Davos 1911 bis 1918. Abh. d. Preuß. Meteorol. Inst. 1919, Bd. 6; ders., Allgemeines aus Meteorol. und Klimatologie, Strahlung, spez. medizinische Klimatologie d. Höhenklima. Verlag des Forsch.-Inst. in Davos. Braunschweig 1924.

[6]) Vgl. auch Grotrian, W., Die ultraviolette Sonnenstrahlung in trop. Gegenden. Die Naturwissenschaften 18, 22—23.

Physiologische Hinweise

Über die Wirkungen der verschiedenen Wellenlängen der strahlenden Energie des Sonnenlichts gibt Lundegardh folgende Übersicht, betont aber, daß eine ganz scharfe Trennung zwischen den Wirkungen der verschiedenen Strahlen meistens nicht möglich ist.[1])

Strahlung	Wellenlänge μ	Wirkung auf die Pflanzen
Röntgen	0,00001—0,00018	Überwiegend stark beschädigend*)
Ultraviolett . . .	0,042—0,40	Stark beschädigend (vgl. S. 344).
Violett }	0,40—0,49	Phototropismus, Photomorphose
Blau }		
Grünrot	0,49—0,76	Kohlensäureassimilation
Ultrarot	0,76— etwa 600	Temperaturfaktor im allgemeinen
Elektrische Wellen	2 mm bis unbegrenzt lang	Unbekannt**)

*) Seckt, H., Die Wirkung der Röntgen- und Radiumstrahlen auf die Pflanzen. Sammelref. Naturw. Wochenschrift 1906, Nr. 24; vgl. Koernicke, M., Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. Bd. XXII, 1904, 148ff. und Bd. XXIII, 1905, 404; vgl. auch S. 375.

) Klapp E. und Esau A., (Über wachstums- und ertragsbeeinflussende Wirkungen von Ultrakurzwellen auf Kulturpflanzen, Pflanzenbau **9, 1932, 129) haben neuerdings Versuche mit Samen und anderen Vermehrungsorganen im Kondensatorfeld eines Ultrakurzsenders durchgeführt. (Nach persönlichen Mitteilungen von Herrn Prof. Dr. E. Klapp bewegte sich die Wellenlänge um 5 m!) Bei Überschreiten gewisser Grenzen der Einwirkungszeit und der Stromstärke erfuhr die Keimung mehr oder weniger starke Hemmungen. Verlängerte Einwirkungszeit rief bei Luzernesaatgut eine Verstärkung der Hartschaligkeit, bei Gartenbohnen verlangsamtes Auflaufen und schließlich Keimverhinderungen hervor. Völlige Abtötung trat bisher noch nie ein. Innerhalb mäßiger Dosierungen überwogen die günstigen Ergebnisse durchaus: Getreide und verschiedene Gemüsesamen zeigten in der überwiegenden Zahl der Fälle starke Auflaufbeschleunigungen und in der Jugendentwicklung zuweilen erstaunliche Förderungen des Größenwuchses gegenüber „unbehandelt". Behandelte Kartoffeln liefen in drei Jahren wesentlich schneller auf. Die weitere Entwicklung war ebenso wie bei den anderen Versuchspflanzen vom Gang der Witterung abhängig. In den beiden Jahren 1930 und 1931 erbrachten die aus den behandelten Knollen hervorgegangenen Pflanzen einen durchschnittlichen Mehrertrag von 27,9%, im Jahre 1932 aber nur von 8,5% gegenüber unbehandelt. Über die mutmaßlichen inneren Gründe der Kurzwellenwirkung kann noch nichts gesagt werden, auch halten die beiden Verfasser zunächst Zurückhaltung in der Beurteilung der Ergebnisse für zweckmäßig.

Die einfallende Energie der Strahlung — das weiße Licht — wird nach Puriewitsch in einem grünen Blatt nur zu 0,6—7,7% in chemische Arbeit umgesetzt.[2]) Nach Brown und Escombe[3]) werden selten mehr als 1,5% des auffallenden Lichtes bei der Photosynthese, ein weitaus größerer Teil bei der Wasserverdunstung verbraucht. Von der wirklich absorbierten Energie können aber nach Warburg und Negelein[4]) bei schwachem Lichte über 50% in photochemische Arbeit

[1]) Lundegardh, H., Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. G. Fischer, Jena 1925.

[2]) Puriewitsch, K., Jahrb. wiss. Bot. **52**, 1914, 210.

[3]) Handbuch der Naturwissenschaft XII, 5, 804ff.

[4]) Ztschr. f. Elektrochem. Bd. 102, 1922, 235; Bd. 106, 1923, 191.

umgesetzt werden. Für die assimilatorische Leistung des Blattes, für die Photosynthese, ist die Zusammensetzung des Lichtes von großer Bedeutung. Die stärkste assimilatorische Wirkung wird bei grünen Blättern im rot-gelben Lichte, eine schwächere, wie Timiriazeff schon 1877 nachwies[1]) und andere Forscher nach ihm bestätigten[2]), aber gute Wirkung vom kurzwelligen blau-violetten Licht bewirkt, doch soll im letzteren keine Stärkebildung stattfinden[3]). Ganz wesentlich schwächer hingegen wirkt der grüne Teil des Spektrums. Es bestehen daher weitgehende Beziehungen zwischen Absorption der verschiedenen Wellenlängen des Lichtes durch das Blatt und der Photosynthese. Engelmann[4]) stellte den Satz auf, daß die assimilatorische Kraft eine Funktion der Lichtabsorption durch das Chlorophyll ist, und folgerte weiter, daß stets diejenigen Lichtarten am stärksten wirken, deren Farbe zu jener der Chromatophoren komplementär ist. Beachtenswert ist in diesem Zusammenhang die Feststellung Gaidukows[5]), nach der Kulturen von *Oscillaria sancta* im roten Lichte eine grünliche, im grünen eine rote und im blauen eine braungelbe, also eine der Lichtfarbe komplementäre Farbe annahmen, wobei sich auch die Absorptionskurven entsprechend änderten. Die inneren Ursachen dieser als „komplementäre chromatische Adaptation" bezeichneten Erscheinung sind noch nicht völlig geklärt, die Tatsache aber in vielen Einzelfällen von verschiedenen Forschern nachgewiesen. So sind die Chromatophoren vieler Algen, insbesondere der Florideen, an der Meeresoberfläche häufig mehr oder weniger grün, in großen Tiefen aber, wohin wenig rotes, aber immerhin noch viel grünes, blaues oder violettes Licht dringt, rot gefärbt. Der Umstand, daß viele Forscher das Maximum der Assimilation im roten und rotgelben, manche im gelben und andere wiederum im blauen Bereich des Spektrums fanden, spricht dafür, daß auch in rein grünen Blättern die Assimilationskraft des Chlorophylls Anpassungserscheinungen an die ihrem ökologischen Bereich eigentümliche Zusammensetzung des Lichtes aufweisen kann.

Daß in der Atmosphäre die Absorption der verschiedenen Wellenlängen des Lichtes umgekehrt verläuft wie im Wasser und gerade die langwelligen roten Strahlen des direkten Lichtes die Dicke der Atmosphäre am stärksten durchdringen und nicht in dem Maße wie die stärker brechbaren kurzwelligen blauen oder violetten Strahlen absorbiert oder zerstreut werden, ist schon eingangs berührt worden. Das Energiemaximum der direkten Lichtstrahlung wird sich daher um so mehr nach dem Rot verschieben, je dicker die durchstrahlte Atmosphärenschicht ist. Hingegen werden in der durch diffuse Reflexion, durch Zerstreuung des vorwiegend kurzwelligen Lichts selbststrahlend gewordenen Atmosphäre, also im Himmelslicht, die kurzwelligen blauen und violetten Strahlen gegenüber den roten vorwiegen. Die Pflanze vermag nun sowohl die roten wie die blauen Strahlen assimilatorisch auszunützen, während sie die grünen zurück-

[1]) Timiriazeff, Lichtassimilation durch die Pflanzen. 1877, russ.
[2]) Vgl. Kostytschew, Pflanzenphysiologie I. Springer, Berlin 1926.
[3]) Timiriazeff, Compt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 110, 1890, 1346 u. Ursprung, Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. Bd. 36, 1918, 86.
[4]) Engelmann, Farbe und Assimilation. Bot. Ztg. **41**, 1883, 1; **42**, 1884, 81.
[5]) Gaidukow, Abh. d. preuß. Akad. d. Wiss. Phys.-math. Kl. Anh. **5**, 1902, 927.

strahlt oder fast ungenützt durch ihre Assimilationsorgane durchläßt. Dies kann deshalb von Bedeutung sein, weil im ungeschwächten direkten Sonnenlichte gerade das Energiemaximum im grünen Licht liegt und die Pflanze bei hohem Sonnenstande in den Mittagsstunden geschädigt werden könnte, würde sie es absorbieren.[1])

Es erscheint nun selbstverständlich, daß sich die Zusammensetzung des Lichtes, wie Pfeffer[2]) betonte, in dem Maße verändert, in dem es tiefer in das Blatt eindringt und je mehr es schon chlorophyllführende Zellen durchdrungen und damit gerade in bezug auf die assimilatorisch wirksamsten Strahlen an Kraft verloren hat. Dieser Umstand bedingt, daß die primäre Wirkung des Lichtes nur in einer sehr dünnen Schicht des Blattes rein zur Geltung kommt. Engelmann[3]) hat gefunden, daß sich die Assimilationswerte auf der der Lichtquelle zugekehrten Seite einer Chladophorazelle im Spektrum anders verteilen als auf der gegenüberliegenden Seite, die das durch die Pflanzenzelle hindurchgegangene Licht erhält. Es ergab sich eine Verschiebung des Assimilationsmaximums von Rot zu Gelb, während ein zweites Maximum im Blau nicht mehr zu erkennen war. Es tritt demnach bei der Durchstrahlung grüner Blattzellen eine Lichtzersetzung oder -filterung im Sinne eines Verlustes an kurzwelligen Lichtstrahlen ein. Wenn auch alle diese angeschnittenen Fragen sowohl in pflanzenphysiologischer wie auch in meteorologischer Richtung in bezug auf eine genauere Erfassung des Lichtklimas noch keineswegs völlig geklärt sind, so lassen sich doch schon wichtige Schlußfolgerungen bezüglich des Verhaltens und der Ausbildung der Pflanze im Zusammenhang mit ihrem Lichtgenuß ziehen. Was die Lichtzersetzung (Lichtfilterung) anlangt, so wird es verständlich, daß im allgemeinen, je schwächer das Licht an und für sich ist und vor allem, je mehr das an Rotstrahlen ärmere und an Blaustrahlen reichere zerstreute Licht vorherrscht, größere Blattdicken zwecklos werden, da die assimilatorische Kraft der kurzwelligen Strahlen in tieferen Zellschichten äußerst gering zu sein scheint (Schattenblätter). Im Walde, besonders jenem der Tropen, kommen häufig bläuliche Färbungen der Blätter von Schattenpflanzen vor, die vielleicht als lichtökologische Anpassungen aufzufassen sind.

Der Verschiedenartigkeit des „Lichtklimas" im großen und im kleinen Raum geht die Vielseitigkeit der Pflanzenarten bezüglich ihrer Lichtanpassung parallel. Man kann die grünen Pflanzen nach ihrem Lichtbedarf in folgende große Gruppen ohne scharfe Grenzen einteilen (im wesentlichen nach Lundegardh)[4]):

1. Dämmerungspflanzen: Bewohner der unteren Schattenregionen des Waldes (Algen, Lebermoose), von Höhlen (das Leuchtmoos, *Schistostega osmundacea*, fand Lundegardh noch in tiefen Höhlen mit höchstens $\frac{1}{600}$ des Tageslichtes), endolithische Algen, Sandalgen, Bewohner tiefer Meeresschichten (Rotalgen). Anpassungserscheinungen: chromatische Adaption, sehr niedrige Lage

[1]) Vgl. auch Stafl, P., Laubfarbe und Himmelslicht. Naturwiss. Wochenschr. Bd. V, Nr. 19, 1906.

[2]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. I, 329. Leipzig 1897.

[3]) Th. W. Engelmann, Farbe und Assimilation. Bot. Ztg. 1883.

[4]) Lundegardh, Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. G. Fischer, Jena 1925.

des Kompensationspunktes der Assimilation (S. 329), geringes Trockengewicht, hoher Wassergehalt.

2. Schattenpflanzen, obligate: Pflanzen der mittleren Regionen des Waldes und Region der unteren Phäophyzeen im Meere. Anpassungserscheinungen: Niedrige Lichtlage des Kompensationspunktes der Assimilation (S. 329), abgeflachte Assimilationskurve, hoher Chlorophyllgehalt, niedriges Trockengewicht je Einheit Blattfläche (hoher Wassergehalt), Schattenblattypus, euphotometrische Blätter, geringe Vertikalausdehnung des Sproßsystems.

3. Halbschattenpflanzen (fakultative Schattenpflanzen): Jugendstadium im schwachen Licht, Folgestadium in vollem Licht bzw. phänotypische Anpassungen nach beiden Richtungen. Anpassungserscheinungen: Große Wandlungsfähigkeit des Blattypus, Schatten- und Lichtblätter, Heterophyllie, Jugend- und Altersblätter.

4. Sonnenpflanzen: Obere Region der Landgebiete und der Meere. Anpassungserscheinungen: Hohe, logarithmisch verlaufende Assimilationskurve, Sonnenblattypus, häufig hohe Vertikalausdehnung des Sproßsystems und der Blätter (aufrechte Wuchsform), panphotometrische oder aphotometrische Blätter.

5. Extreme Sonnenpflanzen: Hochgebirgspflanzen und Küstenpflanzen. Anpassungserscheinungen: Unempfindlichkeit gegen hohe Lichtstärken und (im Hochgebirge) gegen Reichtum an ultravioletten Strahlen.

Der Art ihres Anbaues nach fügen sich die meisten Kulturpflanzen nicht ganz in diese Aufstellung. Während ihrer Jugendentwicklung müssen sie sich im allgemeinen solange als Sonnenpflanzen entwickeln, bis sie sich durch eigene gegenseitige Beschattung (Kartoffel, Getreide) selbst in die Lichtverhältnisse von Halbschattenpflanzen bringen.

In der Tat ist aber der Lichtbedarf der Kulturpflanzen[1]) sehr verschieden. Scholz[2]) hat die geographische Verbreitung der Getreidearten mit ihren verschieden hohen Lichtansprüchen in Zusammenhang gebracht und gefunden, daß Weizen den größten Lichtbedarf hat, dann folgen Roggen, Gerste und schließlich Hafer. Wießmann[3]) fand eine ähnliche Reihenfolge, nur steht die Gerste vor dem Roggen. Stebler und Volkart[4]) teilen die Wiesenpflanzen nach ihrem Lichtbedarf in fünf Gruppen von lichtfordernden bis zu lichtfürchtenden. Nach Pfeiffer[5]) werden Hafer und Erbse in viel geringerem Maße als Rüben von der Sonnenscheindauer beeinflußt. Nach Berkner[6]) ist die Kartoffel auf relativ geringen Lichtgenuß eingestellt.

Da der Assimilation, der Erzeugung von Kohlehydraten, die Atmung, der

---

[1]) Vgl. Wiesner, Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig 1907.

[2]) Scholz, Versuche über den Einfluß der Beschattung auf einige Kulturpflanzen und Sorten. Fühlings Landw. Ztg. **59**, 1910, 697.

[3]) Wießmann, H., Einfluß des Lichtes bei verschiedenen Getreidegattungen. Landw. Jahrb. **LVI**, 1921, 158.

[4]) Stebler u. Volkart, Der Einfluß der Beschattung auf den Rasen. Landw. Jahrb. der Schweiz **19**, 1905, 67.

[5]) Pfeiffer, Einfluß der Brache, usw. D. L. Pr. **47**, 1920, 323.

[6]) Berkner, F., Beiträge zum Abbauproblem der Kartoffel. Wiss. Arch. f. Landw. A. Bd. **7**, 1931, 542.

Verbrauch an organischer Substanz gegenübersteht, kann der Fall eintreten, daß der Faktor $\frac{\text{Assimilation}}{\text{Atmung}}$ (der Kompensationspunkt der Assimilation) kleiner als eins wird. Nun gilt nach dem von Lundegardh[1]) aufgestellten Relativitätsgesetz der Assimilation, daß die Steigerung der Lichtstärke um einen gewissen Bruchteil eine um so erheblichere Steigerung der Assimilation hervorruft, je mehr das Licht im Minimum ist. Lundegardh hat Lichtkurven der Assimilation bei konstanter Temperatur und konstantem Kohlensäuregehalt der Luft ermittelt und gefunden, daß diese zuerst steil und fast geradlinig ansteigen, um dann allmählich flacher zu werden und schließlich bei höheren Lichtstärken fast horizontal zu verlaufen. Dabei tritt das Flachwerden der Kurve bei Schattenblättern schon bei schwächerem Lichte ein als bei Sonnenblättern. Bei schwachem Licht assimilieren die Schattenblätter ebenso stark, zum Teil stärker als die Sonnenblätter, bei höheren Lichtstärken assimilieren aber letztere wesentlich stärker, während die Schattenblätter durch Spaltöffnungsschluß, ihrer Konstitution nicht entsprechende Temperaturerhöhung und dergleichen in ihrer assimilatorischen Leistung abfallen können. Da die Schattenpflanzen im allgemeinen bedeutend schwächer atmen als die Sonnenpflanzen und die Schattenblätter schwächer als die Sonnenblätter, so gestaltet sich die Kohlehydratbilanz der Schattenblätter(pflanzen) bei schwachem Licht wesentlich günstiger als jene der Sonnenblätter(pflanzen). Der Kompensationspunkt, bei dem Assimilation und Atmung gleich werden, liegt bei niedrigen Lichtmengen. Der Lichtwert des Kompensationspunktes[2]) wurde (18—20° und 0,03 Vol. % CO_2) für verschiedene Sonnenblätter bei $\frac{1}{75}$ — $\frac{1}{13}$ Licht gefunden, wobei er bei *Eupteris* ($\frac{1}{33}$), *Pinus silvestris* ($\frac{1}{25}$) und bei *Picea excelsa* ($\frac{1}{13}$) am höchsten lag, so daß bei letzterer schon bei mäßigem Waldschatten ein Überwiegen der Atmung über die Assimilation möglich erscheint. Bei einer Anzahl Schattenpflanzen hingegen wurden für den Kompensationspunkt Lichtwerte von $\frac{1}{300}$ — $\frac{1}{100}$ gefunden, so daß diese Pflanzen auch in stärkerem Waldschatten noch mit Gewinn assimilieren können. Da die Pflanzen nur in den Tagesstunden assimilieren, aber auch bei Nacht, wenn auch im allgemeinen in schwächerem Maße als bei Tag, atmen (S. 370), so liegt die eigentliche „Hungergrenze der Assimilation", bei der das Verhältnis der Assimilation zur Dissimilation negativ wird, höher als der Kompensationspunkt. Sowohl Stärke der Assimilation wie auch der Atmung werden in hohem Maße, aber nicht gleichsinnig, von der herrschenden Temperatur beeinflußt. Während erstere nur bis zu bestimmten Wärmegraden, die je nach Pflanzenart verschieden hoch liegen, ansteigt, um nach Erreichung eines Maximums schnell wieder abzunehmen, nimmt die Atmung fast gleichmäßig bis zu tödlichen Temperaturen zu. Auf diese Zusammenhänge ist im Abschnitt über Temperatur näher eingegangen. Im allgemeinen spielt ein Überwiegen der Dissimilation über die Assimilation als einziger Grund pflanzlicher Krankheiten praktisch kaum eine Rolle, wohl aber als mitwirkende Ursache beim Absterben zu lichtarm gestellter Blätter. Um so einflußreicher ist der Vorgang der Atmung auf die Lebenskraft und Lebensdauer von Samen, bei

[1]) Lundegardh, Klima und Boden. Jena 1925.

[2]) Lundegardh, Der Kreislauf der Kohlensäure in der Natur. 1924.

denen einer wenn auch noch so sehr herabgesetzten Atmung und damit einem dauernden Verbrauch von organischer Substanz keine Assimilation gegenübersteht (vgl. S. 369). Große Beachtung verdient das Verhältnis $\frac{\text{Assimilation}}{\text{Dissimilation}}$, wenn es sich um die Beurteilung der Beziehungen zwischen der Kohlehydraterzeugung durch Assimilation und der Aufnahme und Verarbeitung der dem Boden entstammenden Mineralstoffe handelt. Versuche von G. Berthold[1]), von Klebs[2]), der mit *Sempervivum* arbeitete, von H. Fischer[3]) und F. Bornemann[4]) haben einwandfrei dargetan, daß der Eintritt der Blühreife, also des generativen Entwicklungsstadiums der Pflanzen, davon abhängig ist, daß die durch die Assimilation beschafften Kohlehydrate in ein bestimmtes Übergewicht über die mit den Wurzeln aufgenommenen Mineralstoffe gelangen. Daraus folgert, daß der ganze Entwicklungsrhythmus einer Pflanze, der zeitliche Ablauf und die Dauer ihrer verschiedenen Jugendstadien und des generativen Stadiums, die Zeit der Blüten- und Fruchtbildung, in hohem Maße von dem jeweiligen Verhältnis abhängig sind, in dem sich die Kohlehydrate zu den Salzen innerhalb der Pflanze befinden. Der Quotient $\frac{\text{Kohlehydrate}}{\text{Salze}}$ wird aber im wesentlichen bestimmt durch die Lichtverhältnisse einerseits und die der Pflanze zur Verfügung stehenden Wasser- und Nährstoffmengen andererseits. Sind erstere in der Pflanze günstiger als letztere, ist also das Licht im Überschuß, so wird dieser Umstand Leben und Entwicklung der Pflanze in ganz charakteristischer Weise beeinflussen.

Lichtüberfluß

Eines der kennzeichnendsten Beispiele für Lichtüberfluß bieten einerseits die Pflanzen des Hochgebirges mit ihrem hohen Lichtgenuß direkter Strahlung (S. 371) und anderseits die Pflanzen hoher Breiten. Letzteren kommt zwar in der Zeiteinheit eine wesentlich geringere Menge vorwiegend zerstreuten Lichts zu, die aber durch die Länge des Tages ausgeglichen wird. In beiden Fällen wurzeln die Pflanzen im allgemeinen auf verhältnismäßig nährstoffarmen Böden, so daß die CO_2-Assimilation der Mineralstoffaufnahme meist weit überlegen ist.

Nun führt eine reiche Kohlehydraterzeugung zu einer um so größeren Förderung des Wurzelwachstums, insbesondere während der Jugendentwicklung, in je geringerem Maße die Mineralstoffe vorhanden sind und gegenläufig wirken. Teleologisch betrachtet könnte man sagen, die Pflanze bildet ein starkes Wurzelsystem aus, um damit den an Nährstoffen armen Boden besser ausschöpfen oder absuchen zu können. Ein Überwiegen der Kohlehydrate hat aber auch eine Hemmung und Abkürzung des vegetativen Wachstums, sowohl was die Größe der Pflanze als auch jene der Blätter anlangt, und eine Begünstigung und Beschleunigung des Eintritts der Blüten- und Fruchtbildung zur Folge. Kohlehydratüberschuß bedingt geringeres und bei ausdauernden Pflanzen langsameres

[1]) Berthold, G., Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation I, 1898; II, 1904.

[2]) Klebs, Flora 1918, 111.

[3]) Fischer, H., Gartenflora 1912, H. 14.

[4]) Bornemann, F., Kohlensäure und Pflanzenwachstum, Parey, Berlin 1920.

vegetatives Wachstum, in vielen Fällen ein Kleinbleiben der Pflanzen, sehr starke Wurzelausbildung und eine starke Förderung aller der Erhaltung der Pflanze dienenden Vorgänge. In die Niederung gebracht, wo die Lichtmenge geringer ist als im Hochgebirge, aber naturgemäß auch die Feuchtigkeits-, Temperatur- und Nährstoffverhältnisse anders sind, werden die Pflanzen der alpinen Zonen oft um ein mehrfaches höher, die Blätter werden breiter, die Blüten meist kleiner und von geringerer Leuchtkraft ihrer Farben. Das Edelweiß lockert in der Ebene seine Blütenköpfchen sowie seine Behaarung und vergrünt. Umgekehrt verhalten sich Pflanzen der Ebene, wenn man sie in die alpine Region bringt. Ihre Stengelglieder verkürzen sich und entwickeln sich in geringer Anzahl. *Viola arvensis* bildete in Versuchen Kerners[1]) im alpinen Versuchsgarten auf dem Blaser (2195 m) schon aus der Achsel des dritten und vierten Laubblattes Blüten, im Wiener botanischen Garten hingegen erst aus der Achsel des siebenten und achten Laubblattes. Dabei waren die Laubblätter in der Höhe kleiner. Bonnier[2]) fand, daß Pflanzen der Niederung im Lichtklima der Höhe eine verhältnismäßig größere Menge von Zucker, Stärke, ätherischen Ölen, Farbstoffen, Alkaloiden und anderen, an eine starke Chlorophylltätigkeit gebundenen Stoffen erzeugten (S. 393). Mit der zunehmenden Kraft der Beleuchtung nimmt sowohl nach der Höhe, wie in Richtung hoher Breiten die Häufigkeit des Anthozyans in Blüten, Blättern und Stengeln der Pflanzen zu.

Verfärbungen von Blättern (und Früchten) durch hohe Lichtmengen

Das Vorkommen von Anthozyan bringt Overton[3]) mit einem besonders gesteigerten Zuckergehalt der pigmentführenden Pflanzenteile in Zusammenhang. Die in der Ebene weißen Unterseiten von Blumenblättern sind in der regio alpina oft rot oder violett gefärbt. Blätter von *Sedum acre*, *S. album* und *S. hexangulare* werden purpurrot. Die Spelzen von Gräsern, die in tieferen Lagen grün oder nur leicht violett gefärbt sind, werden in der Alpenregion durch reiche Anthozyananhäufung dunkelbraunviolett.[4]) Weiße Weizensorten südlicherer Herkunft werden bei Anbau in hohen Breiten braungelb, die braungelbe Farbe nördlicher Sorten verliert sich umgekehrt nach mehrmaligem Anbau in Deutschland und südlicheren Gebieten. Maslova[5]) stellte an geographischen Aussaaten innerhalb der U.S.S.R. fest, daß rote und schwarze Ährenfärbung bei Weizen unter keinerlei Außenbedingung verschwindet. Die Rotfärbung wird aber nord- und nordwestwärts dunkler, nordostwärts heller, die schwarzährigen Sorten hingegen werden nordwärts heller. Merkenschlager[6]) schreibt über den Farbenunterschied zwischen den Samen der nordischen und der mediterranen Gelblupine,

---

[1]) Kerner v. Marilaun, Pflanzenleben II. Wien 1898, 453ff.

[2]) Bonnier, G., Compt. rend. de l'Acad. des sciences. Paris **CXI**, 1890. Ref. Bot. Centralbl. 1891, Nr. 12.

[3]) Overton, Jahrb. in wissenschaftl. Bot. 1899, 65.

[4]) Bonnier, G., Compt. rend. **XCXXV**, 1902, 1285.

[5]) Maslova, K. S., Variabilität und Ährenfärbung bei Weizen nach Resultaten geogr. Aussaaten. Bull. of appl. bot. of gen. and of plant. 24, Nr. 2, 14—37.

[6]) Merkenschlager, F., Die nordische und die mediterrane Gelblupine. Pflanzenbau 5, 1928, 147.

die gleichzeitig Kulturform und Wildform einer Art darstellen: „Wenn wir die Samen beider Rassen vergleichen, so fällt uns vor allem der Unterschied in der Zeichnung auf. Die nordische Lupine führt ein halbmondförmiges, pigmentloses Muster, das sich bei allen Samen mehr oder weniger deutlich abhebt ... Diese Sichel ist nun bei der mediterranen Lupine dunkel. Während bei der nordischen Lupine die Samenschale bis auf die schwarze Marmorierung stark ausgebleicht ist, liegt bei der mediterranen Lupine der dunkle Halbmond und die Marmorierung auf einem bräunlichen Grund, der sich über den ganzen Samen erstreckt." Merkenschlager vermutet als Grund der Depigmentierung der nordischen Lupine einen zu schwachen Lichtreiz.

Die Pflanzen der Arktis bleiben klein und speichern im allgemeinen viel Anthozyan; an den Abhängen der arktischen Vogelberge hingegen, wo eine natürliche starke Düngung vorliegt und dadurch im Verhältnis zur Kohlehydraterzeugung die Aufnahme der Bodennährstoffe größer wird, entwickelt sich nach Wulff[1]) eine ziemlich üppige, grüne, höhere und anthozyanfreie Vegetation. Entfernt man von Buchweizen, der seine Neigung zur Anthozyanbildung häufig durch eine mehr oder weniger starke Rötung der unteren Stengelpartien verrät, sofort alle sich bildenden Blütenknospen und zwingt auf diese Weise die zur Blütenbildung benötigten Kohlehydrate, sich in den Blättern anzuhäufen, so färben sich, wie E. Hiltner[2]) feststellte, die ganzen Pflanzen, Blätter und Stengel nicht nur durch Anthozyan tiefdunkelrot, sondern weisen auch einen etwas gedrungeneren Typ und kleinere Blätter auf als Kontrollpflanzen, die ihre Blüten und Früchte entwickeln können und grün bleiben. Streeter und Pearce[3]) stellten fest, daß beschattete Teile von Äpfeln grün bleiben, auch wenn benachbarte Teile rot sind, und folgern daraus, daß der rote Farbstoff nicht diffusibel sei. Das Optimum der Rötung fanden sie bei einer Wellenlänge, die 4100 Anström entspricht. Da mit zunehmender Lichtdämpfung die Rotfärbung der Äpfel abnimmt, weisen Schrader und Marth[4]) darauf hin, daß das Ausschneiden der Bäume und Freilegen der Früchte eine notwendige Maßregel sein kann. Vor allem sei das dann der Fall, wenn durch stärkere Stickstoffdüngung größere, die Früchte beschattende Blattmassen erzeugt worden sind.

Die Anthozyanbildung wird von namhaften Forschern (Kerner)[5]) sowohl als Schutz der Pflanze gegen zu starke Besonnung, als auch von anderen (Stahl)[6]) als Schutz gegen Kälte gedeutet. Sorauer[7]) glaubt, daß der rote Farbstoff als eine notwendige, an eine verhältnismäßig überreiche Lichtzufuhr gebundene Reaktion der Zelle auf den Einfluß verschiedener Faktoren, zu denen auch Temperaturerniedrigung gehören kann, anzusehen ist (vgl. S. 371). Willstätter

[1]) Wulff, Thorild, Botanische Beobachtungen aus Spitzbergen. Lund 1902.

[2]) Hiltner, E., Der Tau und seine Bedeutung für den Pflanzenbau. Wiss. Arch. f. Landw. Bd. 3, 1930, 51.

[3]) Streeter, L. R., u. Pearce, G. W., Licht und Pigmentbildung bei Äpfeln. Proc. of the Am. Soc. f. Hort. Sc. **28**, 1931, 49—52.

[4]) Schrader, A. L., u. Marth, P. O., Lichtintensität als Faktor bei der Entwicklung von Färbung und Größe der Äpfel. Proc. of the Am. Soc. f. Hort. Sc. **28**, 1931, 552—555.

[5]) Kerner, Pflanzenleben. Wien 1898.

[6]) Stahl, Bunte Laubblätter. Ann. Jard. Bot. Buit. 1896.

[7]) 5. Aufl. dieses Handbuches.

und Stoll[1]) stellten an Blättern der durch Anthozyan gefärbten Varietät von *Acer Pseudoplatanus* fest, daß sich diese tiefroten Blätter weder im Chlorophyllgehalt noch in ihren Assimilationsbeträgen von gleichaltrigen eines normalgrünen Baumes unterschieden.

Bei den bisherigen Beispielen über die Auswirkungen hoher Lichtintensitäten auf die Pflanzen handelt es sich im wesentlichen um solche, die, was das Lichtklima anlangt, im Rahmen der ökologischen Streubreite der Pflanzen und ihrer Wandlungs- und Anpassungsfähigkeit liegen.

Wenn aber die gebotenen Lichtmengen die Grenzen überschreiten, innerhalb derer die Pflanze sich ihnen normalerweise anzupassen vermag, oder wenn der Übergang von einem verhältnismäßig niederen zu einem verhältnismäßig hohen Lichtgenuß zu plötzlich erfolgt, so vermag auch die Rotverfärbung dem Krankhaften nahezukommen. Ein zu schneller Übergang aus geringem zu hohem Lichtgenuß kann besonders bei Gartenpflanzen zu Schädigungen führen. Zierpflanzen dürfen aus Überwinterungshäusern nicht sofort in sonniges Freiland gebracht werden, sondern sollen erst einige Zeit an schattigen oder halbschattigen Plätzen an einen höheren Lichtgenuß gewöhnt werden. Fehlt dieser Übergang, so färben sich z. B. die Blätter von Fuchsien sehr bald dunkelbraunrot, bleiben kleiner als gewöhnlich, und die Pflanzen werden auch in ihrer Blütenentwicklung gehemmt. Zimmerlindenblätter zeigen unter solchen Bedingungen ein braunrötliches Anlaufen der Blattoberflächen, das bei starker Insolation bis zu Verbrennungen und dem Absterben einzelner Teile der Blattoberflächen gehen kann, ohne daß im allgemeinen die ganzen Blätter völlig funktionsunfähig werden und abfallen (vgl. S. 428). Besonders Pflanzen mit fleischigen Blättern (Kakteen etc.) weisen diese Braunrotfärbung häufig auf, wenn sie aus beschatteten Glashäusern oder aus Zimmern im Frühjahr ins freie Sonnenlicht gebracht werden. Nicht immer handelt es sich dabei aber um Anthozyanbildung. Molisch[2]) wies nach, daß bei Aloe und Sellaginella die Rotfärbung nicht von Anthozyan herrühre, sondern daß sich die Chloroplasten selbst rot färbten, bei Verdunkelung aber wieder grün wurden. Daß hier besonders, wie aber auch in allen andern Fällen des Lichtüberschusses, die jeweiligen Temperatur- und Wasserhaushaltsverhältnisse eine wichtige, beeinflussende Rolle mitspielen, sei an dieser Stelle nur erwähnt, da sie eingehend in den folgenden Abschnitten behandelt werden.

Je auffallender Verfärbungen den Eindruck von Schädigungen hervorrufen, desto mehr sind meist auch Änderungen der Temperatur- und Wasserverhältnisse als mitwirkende Ursache an den Erscheinungen beteiligt. Kommen Schattenpflanzen in zu lichtreiche Bedingungen, so wird der Zustand ihres optimalen Lichtgenusses überschritten, und die Assimilation hält sich nicht nur nicht auf gleicher Höhe, sondern geht unter Umständen stark zurück. Die vorherige tiefgrüne Farbe der Blätter, die, falls die sonstige Ernährung, vor allem jene mit Stickstoff eine entsprechende ist, eine reiche Chlorophyllbildung und

[1]) Willstätter u. Stoll, Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin, Springer 1918, 141.

[2]) Molisch, H., Über vorübergehende Rotfärbung der Chloroplasten. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. B. XX, 1902, 442.

Assimilationsfähigkeit kennzeichnet, verliert sich, und die Blätter beginnen, sich ziemlich gleichmäßig heller gelblich zu verfärben. Es muß aber dahingestellt bleiben, ob hier das Licht als solches die unmittelbare Ursache des Vergilbens darstellt. Frühere Versuche, bei denen sich alkoholische Chlorophyllösungen aus Schattenpflanzen im Sonnenlicht sehr schnell bräunten, während solche aus Sonnenblättern grün blieben — Versuche, aus deren Ergebnissen Gautier eine verschiedene Empfindlichkeit des Chlorophylls gegen das Licht auch innerhalb der Pflanze folgerte —, können heute, nach den grundlegenden Forschungen Willstätters[1]) über das Chlorophyll, nicht mehr als unbedingt beweisend angesehen werden.

Die Zersetzung des Chlorophylls durch Sauerstoffaufnahme ist an bestimmte Strahlengattungen gebunden. Nach Wiesner[2]) zeigen die gelben und die beiderseits anschließenden grünen und orangen Strahlen die größte Energie in der Zerstörung des Chlorophylls im Lichte. Bei Tropenpflanzen beobachtete Ewart[3]) ein völliges Bleichen des Chlorophyllkornes infolge von Lichtüberschuß. Wenn der Lichtreiz das spezifische Optimum übersteigt, hält nach Pantanelli zunächst noch die optimale und maximale Gasentwicklung kurze Zeit an, aber dann tritt ein Ermüdungszustand ein.[4]) Dauert diese Überreizung nicht zu lange, so kann die Pflanze wieder ihre normale Assimilationskraft zurückerhalten.

Das bekannteste Beispiel des Absterbens von Blättern in zu hellem und direktem Licht bietet die als Zimmerpflanze bekannte *Aspidistra (Plectogyne) elatior*. Wird diese Blattpflanze des Urwaldbodens aus dem schattigen Zimmer, wo sie gegen Störungen sehr unempfindlich ist, an sonnige Fenster, auf Balkone oder in den Garten gebracht, so vergilben bald ihre Blätter und trocknen ein. Auch andere Pflanzen, die ihrer Herkunft nach aus schattigen Wäldern der Tropen oder anderer Gegenden stammen, verhalten sich ähnlich. Die dunkelgrünen Blätter der Kamelien — einer japanischen Unterholzpflanze — zeigen, aus dem Glashaus ins Freie gebracht, an sonnigen Stellen Gelblaubigkeit. Über das Vergilben der Blätter von *Ilex aquifolium* berichtet H. Förster.[5])

Nebenbei sei bemerkt, daß die Chlorophyllzersetzung auch im Dunkeln stattfinden kann, wenn Stoffe (z. B. Terpentinöl) in der Nähe sind, die Ozon abgeben. Schon nach einer Viertelstunde können Blätter in Luft, die 2—3 mg Ozon im Liter enthält, Bleichflecken zeigen, wie Sigmund nachgewiesen hat.[6])

Zu den auf Lichtüberschuß beruhenden Erscheinungen gehört auch das Entstehen von Schattenbildern, das heißt von grünen Zeichnungen beschattender Organe auf einer grell beleuchteten Blattfläche. Es braucht hierbei keine Zerstörung des Chlorophyllapparates vorzuliegen, sondern es vollzieht sich nur an

---

[1]) Willstätter u. Stoll, Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin 1918.

[2]) Wiesner, J., Der Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig 1907.

[3]) Ewart, A. J., The effects of tropical insolation. Vgl. Justs Jahresbericht 1899, 1, 87.

[4]) Pantanelli, E., Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. **XXXIV**, 1903, 167.

[5]) Förster, H., Mitt. d. Dtsch. Dendrol. Ges. 1919, 66—69 (1920).

[6]) Sigmund, W., Die physiologischen Wirkungen des Ozons. Centralbl. f. Bakteriol. XIV. Bd., 1905, 400.

den hellen, beleuchteten Stellen eine Wanderung der Chloroplasten von zu der Blattoberfläche parallelen Zellwänden zu den rechtwinklig dazu gestellten.

Auf das Wachstum der Wurzeln kann schon diffuses Licht wachstumshemmend wirken, wie dies Kny[1]) bei Lupinen, Pferdebohnen und Brunnenkresse fand.

Rückschläge nach zu hohen Ernten

Die Auswirkungen hoher Lichtmengen auf Pflanzen, deren äußere und innere Organisation der Ausnützung dieser Lichtmengen angepaßt ist, sind zwar zwangsläufige Reaktionen, die aber keineswegs pathologischen Charakter tragen. Als krankhafte Erscheinung kann es zunächst auch noch nicht angesprochen werden, wenn ausdauernde Pflanzenarten, deren für die Blätterbildung und die Anfangsentwicklung der Früchte ausschlaggebende Entwicklungsstadien in so günstigem Lichtgenuß standen, daß sich eine übergroße Zahl von Früchten entwickelte, deren Ernährung schließlich auf Kosten der Speicherung von Reservestoffen vor sich geht. Ein derartiges „Sich Übertragen" kann im folgenden, unter Umständen sogar während mehrerer Jahre zu Ertragsrückschlägen besonders dann führen, wenn die an Reservestoffen vorübergehend verarmte Pflanze bei Beginn der neuen Vegetationsperiode dem neuen Zustrom der Mineralstoffe nicht genügend viel Kohlehydrate entgegenstellen kann. Auf bestimmten, meist kalkhaltigen Bodenarten begünstigen derartige Verhältnisse bei manchen Pflanzen, wie z. B. Apfelbäumen, Neigung zu Chlorose (S. 352). Derartige Ertragsrückschläge sind nicht nur im Obstbau häufig, sondern auch in den Tropen, z. B. bei Kaffeekulturen in Java und Ostafrika bekannt.[2]) Aus diesen Gründen ist in südlichen Ländern, namentlich in den Tropen, der Zwischenbau schattenspendender und zu hohe Lichtintensitäten dämpfender Bäume bei vielen Kulturen üblich (vgl. S. 473). In Italien findet man häufig die Felder mit Streifen von Maulbeer- und Ölbäumen oder mit Weinstöcken durchzogen. Nach Linsbauer[3]) ist der Unterschied in der Kultur des Weins in Lauben (Pergolaform) in Italien (und Südtirol) einerseits und in niedriger Pfahlform in den österreichischen Ländern (und in Deutschland) andererseits im Unterschied der Lichtverhältnisse begründet. Bei der niedrigen in den nördlicheren Gegenden üblichen Erziehungsart wird aber auch die Wärme und Wärmerückstrahlung des weniger beschatteten Bodens besser ausgenützt und die Gefahr des Erfrierens im Winter verringert.[4])

Tageslänge, Photoperiodismus, Saatzeit

Mit der Bedeutung, welche der Tageslänge und damit der Lichtmenge für die Entwicklung der verschiedenen Pflanzenarten zukommt, haben sich zunächst amerikanische Forscher beschäftigt und dabei gefunden, daß sich die Pflanzen

---

[1]) Kny, A., Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. **XXXVIII**, 1902, 421.

[2]) Zimmermann, A., Berichte über Land- und Forstwirtschaft in Deutsch-Ostafrika I, H. 5, 1903.

[3]) Zit. nach Wiesner, Lichtgenuß der Pflanzen, 1907.

[4]) Vgl. Babo u. Mach, Handbuch des Weinbaus II. Halbbd., 1ff., Berlin 1924.

in bezug auf ihre Ansprüche an die Tageslänge ganz verschieden verhalten. Garner, der den Ausdruck „Photoperiodismus" prägte, und Allard[1]) haben Versuchspflanzen verschiedenen täglichen Belichtungsdauern, und zwar fünf bis zwölf Stunden ausgesetzt und dabei gefunden, daß die Tageslänge besonders wichtig für die Fruktifikation ist. Sexuelle Fortpflanzung tritt erst ein, wenn ein gewisses Minimum der Lichtmenge erreicht ist, anscheinend gibt es aber auch ein Maximum, oberhalb dessen eine Hemmung der Fruchtbildung eintritt. Wenn die Tageslänge fortschreitend von zwölf Stunden auf fünf verkürzt wird, so tritt Blütenbildung immer früher ein, bis das für jede Art charakteristische Lichtminimum erreicht ist. Eine spätblühende Soya-Bohnenform „Biloxi" braucht bei zwölfstündiger Tagesbeleuchtung von der Keimung bis zum Blühen 110 Tage, bei täglich fünfstündiger aber nur 27 Tage. Andere Pflanzen hinwiederum blühen überhaupt nicht, wenn die Beleuchtungsdauer unter zwölf Stunden sinkt. Nach Garner gibt es Pflanzen, die auf kurze Tage, und solche, die auf lange Tage eingestellt sind. Nach Harvey und Hendricks[2]) haben unter anderem Getreidearten einen mittleren, Buchweizen einen geringen Lichtbedarf. Tincker[3]) stellte fest, daß Klee bei kurzer täglicher Lichtperiode im Wintertyp verharrt. Ähnlich verhält sich nach ihm der Winterweizen, während Sommerweizen schon bei kürzeren Belichtungszeiten zum Schossen kommt. Ferner stellte Tincker fest, daß sich Sojabohnen unter den feuchteren und kühleren Bedingungen von Wales anders verhalten als unter den wärmeren von Washington, konnte jedoch die Feststellungen von Garner und Allard bestätigen, nach denen Sojabohnen „Kurztag"pflanzen sind, die bei kurzem Tag schnell zur Blütenbildung schreiten (dabei aber sehr klein bleiben!), bei langen Tagen hingegen länger vegetativ weiterwachsen.[4])

Rasumow[5]) und andere haben gefunden, daß sich die Länge der Tage zu Beginn der Entwicklung des Getreides später beim Schossen und beim Blühen als „photoperiodische Nachwirkung" geltend macht. Werden Hirse, Hafer oder Gerste bei künstlichem, verkürztem Tageslichtgenuß (Minimum zehn Stunden Licht) gezogen, so verhalten sich die Pflanzen, die natürlich im Gesamtwachstum zurückbleiben, ganz verschieden. Hirse kommt dabei früher zum Schossen und Blühen als normal belichtete Vergleichspflanzen, während sich Hafer und Gerste als „Langtagpflanzen" umgekehrt verhalten. Da, wie Rasumow zeigt, eine gewisse Verzögerung des Blühbeginns höhere Ernteerträge im Gefolge hat, wird der Schluß gezogen, daß Hafer und Gerste bei früher, Hirse hingegen bei

---

[1]) Garner, W. W., u. Allard, H. A., Journ. of agric. research **18**, 1920, 553.; dieselben, Effect of the relat. lengths of day and night on flowering and fruiting of plants. Ann. Report Smitson Inst. 1920 (1922), 569—588. Bot. Centralbl. Bd. 144 (2), 1923, 455.

[2]) Harvey, R. B., Bot. Gaz. **74**, 1922, 447, und Harvey u. Hendricks, E., Bot. Gaz. 1924, 330.

[3]) Tincker, M. A. H., Nature 1924, 350.

[4]) Tincker, M. A. H., Conf. of. Emp. Meteorologist. 1929. Agric. Sect. II. Papers and Discussions. London 1929 mit Lit.-Übersicht von Arb. über Einfl. von Tageslängen auf Pflanzen, Photoperiodismus.

[5]) Rasumow, V. G., Über die photoperiodische Nachwirkung im Zusammenhang mit verschiedenen Aussaatterminen. Planta **10**, 1930, 345—373.

später Aussaat die höheren Erträge liefern. Zu ähnlichen Ergebnissen kam Maximow.[1])

Über den Photoperiodismus der Reispflanzen haben Kondo und Mitarbeiter sehr differenzierte Versuche angestellt.[2]) Langtag begünstigt die Vegetation, Kurztag die generative Entwicklung des Reises, doch ist die Wirkung von Zeit und Entwicklungsstadium der Pflanzen abhängig. Bezüglich des Einflusses der Tageslänge auf die Entwicklung der Kartoffel sei auf die Arbeit von Doroschenko, Karpetschenko und Nesterov[3]) hingewiesen. Sie fanden bei kürzerer Belichtungsdauer Gewichtsabnahme der oberirdischen Pflanzenteile und Gewichtszunahme der Knollen. Südamerikanische Landsorten und Wildkartoffeln kamen bei langer Belichtungsdauer überhaupt nicht zur Knollenbildung, während russische Landsorten Tageslängen von 15—19 Stunden gut ertragen und dabei ebenso hohe Knollenerträge bringen wie bei zwölf Stunden Belichtung. Diese Belichtungsdauer sei für die Knollenbildung am günstigsten. Schick[4]) erhielt von drei südamerikanischen Kulturkartoffeln bei Verkürzung der Tageslänge auf zwölf Stunden eine Ertragssteigerung bis zum Vierundzwanzigfachen des Ertrages länger belichteter Pflanzen; deutsche Vergleichssorten blieben aber unbeeinflußt.[5])

Zweifellos verdienen all diese Feststellungen um so mehr Beachtung, als sie nicht nur die Bedeutung der Tageslänge, sondern auch jene des Tag- und Nachtwechsels für die Stoffökonomie der Pflanzen beleuchten. Da aber viele dieser Versuche mit künstlichen Lichtquellen und unter Verhältnissen durchgeführt worden sind, die von den Lebensbedingungen der frei wachsenden Pflanzen recht wesentlich abweichen, muß die Frage offen bleiben, welche Faktoren außer den Lichtbedingungen noch ursächlich mitgewirkt haben. Nichtsdestoweniger zeigen sie aber, welche Wichtigkeit dem Zeitpunkt der Saat für die künftige Entwicklung der Pflanzen zukommt. Diese Frage behandelt unter anderem Rademacher[6]) an Beispielen von Sommerweizen und Sommerroggen, an Gerste und Hafer, an Erbsen und Pferdebohnen sowie an Kartoffeln und Rüben und kommt zu dem Schluß, daß die Aussaat viel häufiger zu spät als zu früh

[1]) Maximow, N. A., Physiol. Fakt., welche die Länge der Vegetationsperiode bestimmen. Bull. of appl. bot., of gen. and of plant.-br. **20**, 1929, 109—212. Engl. Zusammenfassung. Vgl. auch in ders. Zeitschrift: Doroschenko, A. V., u. Rasumow, Photoperiodismus einiger Kulturformen in Zusammenhang mit ihrem geogr. Ursprung 22, 1929, Lief. 1, 219—276; Doroschenko, A. W., Karpetschenko, E. D., u. Nesterov, E. J., Der Einfluß der Tageslänge auf die Knollenbildung der Kartoffel und einiger anderer Pflanzen 23, 1929/30, H. 2, 30—60; Lamprecht, H., Tageslänge und Assimilation (Gemüseart.). Botaniska Notiser. 1928, 81—128.

[2]) Kondo, M., Okamura, Isshiki u. Kasahara, Untersuchungen über Photoperiodismus der Reispflanzen. Ber. d. Ohara-Inst. f. landw. Forsch. Bd. V, 1932, 243.

[3]) Doroschenko, A. W., Karpetschenko, E. D., u. Nesterov, E. J., Der Einfluß der Tageslänge auf die Knollenbildung der Kartoffel und einiger anderer Pflanzen. Trudy prikl. bot. 23, H. 2, 1930, 31—60. Russ. mit engl. Zus.

[4]) Schick, L., Der Einfluß der Tageslänge auf die Knollenbildung der Kartoffel. Der Züchter **3**, 365—369.

[5]) Vgl. Rathleff, H. v., Der Einfluß der Tageslänge auf die Knollenbildung der Kartoffel und anderer knollenbildender Pflanzen. Sammelref.: Pflanzenbau **9**, 1932, H. 1, 46.

[6]) Rademacher, R., Mitt. d. D. L. G. **45**, 1930, 188.

Monat	Januar	Februar	März
Tageslänge etwa am 21. jeden Monats, Stunden	8,23	10,14	12,08
Mittlere tägliche Lichtsummen. Wien 1893/94	15,1	40,1	62,2
Mittlere monatliche Tagessummen der Ortshelligkeit 1925			
München	87	176	224
Friedrichshafen	60	107	140

erfolgt. Rechtzeitige Aussaat bürgt aber für kräftige Pflanzen, die später am widerstandsfähigsten gegen Krankheiten sind. Mader[1]) prüfte vier verschiedene Hafersorten unter den kontinentalen Klimaverhältnissen des Banats. Bei allen Sorten ergab spätere Aussaat geringere Erträge, höhere 100-Korngewichte, aber auch höheren Spelzenanteil und daher geringeres Hektolitergewicht und geringere Handelsqualität. Scharnagel[2]), bei dessen Versuchen ebenfalls frühe Saat des Hafers (23. März) nach Menge und Güte des Ertrages besser als späte (14. April) abschnitt, erwähnt, daß Hafersorten, die weniger von der Fritfliege befallen werden, wie Gotenhafer und Peragis, spätere Saat relativ gut ertragen. Im allgemeinen zeigt aber spätere Saat stärkere Fritfliegenschäden.

Daß in Sonderfällen, bei denen bestimmte Pflanzenarten auf ihnen nicht zusagendem Boden oder unter bestimmten ungünstigen Düngungsverhältnissen wachsen, die Verhältnisse auch anders liegen können, ist im folgenden berührt.

Je länger innerhalb der allgemeinen Klimaansprüche einer Pflanze der Zeitabschnitt ist, in dem sie vegetativ wächst, desto kräftiger tritt sie in das Stadium ihrer generativen Entwicklung ein und desto höhere Erträge wird sie im allgemeinen bringen. Für den Gang der Wachstumsvorgänge und der Entwicklung ist nicht nur das Licht des Tages sondern auch die Dauer der Dunkelheit maßgebend. Sind aber die Bodeneinflüsse ungünstig und liegt der Fall einer „aggressiven Ernährung" oder Düngung vor, so kann es auch sein, daß deren schädliche Auswirkungen um so geringer in Erscheinung treten, je später der Anbau erfolgt. So tritt nach E. Hiltner[3]) auf gleichem Boden und bei gleicher Düngung die Dörrfleckenkrankheit des Hafers um so schwächer auf, je später gesät wird, d. h., je länger die Tage schon sind und je mehr dadurch von vornherein die Assimilation begünstigt ist. Die höhere Widerstandsfähigkeit ist aber in diesem Falle auch mit einer starken Abkürzung der Zeit vegetativer Entwicklung und dadurch mit der Ausbildung kleinerer und schwächerer Pflanzen, die nur geringe Erträge bringen, verbunden. Nichtberücksichtigung derartiger Zusammenhänge kann bei der Auswertung der Ergebnisse von Vegetationsversuchen zu Fehlschlüssen führen.

Fällt im allgemeinen das nach Jahreszeit Kürzer- oder Längerwerden des Tages und das Steigen der Temperatur ohne weiteres auf, so nicht gleichermaßen

---

[1]) Mader, W., Saatzeit und Sorte bei Sommerhafer. Pflanzenbau 4, 1927/28, 225.

[2]) Scharnagel, Über den Einfluß von Saatzeit und Saatstärke auf Menge und Güte der Haferernte. Wochenblatt des Landw. Ver. in Bayern 1928, 118, 206—208.

[3]) Hiltner, E., Die Dörrfleckenkrankheit des Hafers und ihre Heilung durch Mangan. Das Kohlensäure-Mineralstoffgesetz. Landw. Jahrb. 1924, 689ff.; ders., Wasserkultur und Vegetationsversuch. Handbuch der Pflanzenernährung und Düngerlehre Bd. I. Berlin, Springer 1931, 628.

April	Mai	Juni	Juli	August	September	Oktober	November	Dezember
14,13	15,57	16,45	16,30	14,19	12,16	10,15	8,24	7,34
145,2	170,9	216,9	274,5	252,9	150,9	59,8	26,0	15,9
333	476	485	448	374	219	162	68	64
263	615	726	611	535	402	215	81	76

das weit größere Schwanken der Lichtmengen oder -summen. Es seien daher hier den mittleren Tageslängen einige mittlere monatliche Tagessummen der Ortshelligkeit gegenübergestellt, wie sie Dorno[1]) für das Jahr 1925 für verschiedene Orte anführt. Außerdem sind die Lichtsummen für Wien vom Juni 1893 bis Mai 1894 deshalb mit angeführt, weil sie von J. Wiesner[2]), wenn auch nach heute etwas veralteter Methode, im Zusammenhang mit der Frage des Lichtgenusses der Pflanzen errechnet wurden.

Während demnach die Tageslänge von März bis Juni nur noch um 38% zunimmt, verdoppeln bis vervierfachen sich die täglichen Lichtmengen. Da aber Veränderungen der Lichtzusammensetzung, wie wechselnder Reichtum an ultravioletten Strahlen, den Wirkungswert des Lichtes beeinflussen, vermögen die Lichtsummen nur ganz allgemein die außerordentliche Verschiebung der Lebensverhältnisse der Pflanze in bezug auf das Licht anzudeuten.

Zwischen Lichtgenuß und Nährstoffzufuhr aus dem Boden liegen insofern enge Beziehungen, als hohe und schnelle Nährstoffzufuhr nur bei günstigen Licht- und Assimilationsverhältnissen ausgenützt werden, geringen Lichtmengen hingegen auch eine geringere oder langsamere Nährstoffzufuhr entspricht. Für den Pflanzenbau ergibt sich aus dieser gegenseitigen Abhängigkeit eine wichtige Folgerung, nämlich, daß im Rahmen der Anpassungsfähigkeit der Pflanzenart infolge einer Erhöhung des Nährstoffgehaltes des Bodens durch die Düngung die Klimaansprüche der Pflanze in bezug auf das Licht (auch in bezug auf die Feuchtigkeit usw.) etwas verschoben werden können. Die Klimaansprüche der Kulturpflanzen, und das gilt nicht nur für das Licht, können daher aus physiologischen Gründen nicht ohne weiteres mit den Klimaansprüchen wildwachsender Stammpflanzen verglichen werden.

Lichtmangel

Licht- und Schattenblätter

Wird der Pflanze wenig Licht geboten, so werden sich Erscheinungen einstellen, die jenen durch Lichtüberfluß erzeugten mehr oder weniger entgegengesetzt oder gegenläufig sind.

Soweit diese Erscheinungen als Anpassungen an geringere Lichtmengen innerhalb der ökologischen Streubreite der Pflanzen liegen, wie bei den Schatten- oder Halbschattenpflanzen, fallen sie natürlich nicht ins Gebiet der Pathologie und können hier nur angedeutet werden.

[1]) Dorno, Meteorolog. Ztg. 1925, 81; 1927, 369.
[2]) Wiesner, J., Der Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig 1907, 63.

Vorausgesetzt, daß die Bodennährstoffe in einer dem Aufbau der Pflanze genügenden Menge vorhanden sind, werden im allgemeinen im Schatten die Pflanzen einen offeneren und gestreckteren Typ aufweisen sowie flächengrößere, aber dünnere Blätter ausbilden als im hellen Licht. Die meisten unserer Bäume bilden im Schatten Schattenblätter, im Lichte Lichtblätter aus, wobei sich die Grenzen zwischen beiden durch Zwischenformen verwischen.

Abb. 52. Querschnitt durch ein in der Sonne erwachsenes Buchenblatt. Nach Stahl.

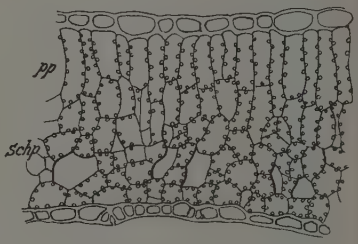


Abb. 53. Querschnitt durch ein Buchenblatt aus halbschattiger Lage. Nach Stahl.

Abb. 54.
Querschnitt durch ein Buchenblatt von sehr schattigem Standort. Nach Stahl.

Selbst manche ausgesprochenen Lichtpflanzen können bei Lichtentzug Schattenblätter entwickeln. So bildeten sich an der aus Australien stammenden *Hakea*, wie ein unveröffentlichter Versuch von Flachs ergab, an verdunkelten Sprossen an Stelle unifazialer Blätter zwei- bis dreilappige bifaziale Blätter. Anderseits vermögen aber nicht alle Bäume typische Schattenblätter zu erzeugen. Bei der Birke und der Esche unterscheiden sich die inneren Blätter nur wenig von den äußeren[1]), wenn auch die Blätter der jungen Birken etwas größer und dünner als jene der älteren sind. Diese geringe Wandlungsbreite bezüglich ihrer Blattausbildung mag bei der Birke und Esche ein Grund ihres großen Lichtbedarfs sein, denn Baumarten, die überhaupt oder auch im Alter Schattenblätter auszubilden vermögen, sind am lichtärmeren Standort unbedingt überlegen.

Über die Struktur der Schattenblätter[2]) liegen die bekannten Studien von Stahl vor, von denen hier nach Frank Schwarz Abbildungen von Buchenblättern wiedergegeben sind. In Abb. 52 sehen wir ein in der Sonnenbeleuchtung gewachsenes, in Abb. 53 ein im Halbschatten, in Abb. 54 ein in starkem Schatten

[1]) Hesselmann, H., Zur Kenntnis des Pflanzenlebens der schwedischen Laubwiesen. Beihefte z. Bot. Centralbl. 97, 1904, 376.

[2]) Vgl. auch Zon und Graves, Light in relation to tree growth. Bull 92. Forest serv. U. S. Dep. Agric. 1911; Warming-Graebner, Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. 3. Aufl., 29 (dort weitere Literatur); vgl. auch Küster, E., Pathologische Pflanzenanatomie (S. 23) als Beisp. der „Hypoplasie" (dort auch Literatur).

gewachsenes Buchenblatt. Man sieht, wie das Blatt an Masse mit der mangelnden Beleuchtung abnimmt. Die Palisadenzellen *(pp)* werden weniger charakteristisch ausgebildet, das Schwammparenchym *(schp)* wird wesentlich reduziert, und die Gefäßbündelstränge werden schwächer. Der geringeren Blattentwicklung entspricht eine schwächere Knospe.

Die Ausbildung des Gewebes, namentlich die Differenzierungen in den parenchymatischen Gewebeformen[1]) hängt von der Belichtungsintensität im Frühjahr ab. Hesselmann[2]) fand, daß Pflanzen, die ihre Entwicklung bei einem stets herabgesetzten, jedoch nicht besonders niedrigen Lichtgenuß vollziehen, eine weit geringere Ausbildung des Assimilationsgewebes aufweisen als solche Exemplare, welche im Frühling viel Licht genießen, im Sommer aber stark beschattet sind. Bei gleicher Größe der Blattfläche transpirieren die Sonnenpflanzen mit ihrem ausgebildeten Palisadenparenchym bedeutend stärker als die Schattenpflanzen.[3]) Nach Ricôme[4]) sollen die Palisadenzellen höher, aber enger, die Gefäßbündel in den Blattstielen zahlreicher sein. Derselbe Unterschied besteht zwischen Exemplaren im Freien und in Gewächshäusern.[5])

In die Arbeitsleistung von Licht- und Schattenblättern gewähren unter anderem die Untersuchungen von Graf zu Leiningen[6]) Einblick. Er fand bei der Buche auf dieselbe Blattfläche berechnet den Gehalt an Reinasche (mit Ausnahme der Kieselsäure) bei den Sonnenblättern bedeutend geringer als bei den Schattenblättern; ebenso verhielt sich der Stickstoffgehalt. Je kräftiger eine Pflanze assimiliert, desto mehr organische Substanz erzeugt sie je Gramm Aschenbestandteile. Ein im Verhältnis zur Trockensubstanz hoher Aschengehalt läßt daher auf eine herabgesetzte Assimilationstätigkeit schließen.

Schattenempfindlichkeit

Die Schattenempfindlichkeit ist zwar für jede Pflanzenart auch an bestimmte Grenzwerte gebunden, aber diese Werte sind, wie bei allen Wachstumsfaktoren, individuell bis zu einem gewissen Grad verschiebbar, so daß es innerhalb derselben Spezies schattenempfindlichere Rassen gibt, bei denen, wie Nordhausen[7]) meint, gewisse Reduktionserscheinungen erblich werden.

---

[1]) Mac Dougal, D. F., The influence of Light and Darkness etc. Mem. N. Y. Bot. G. II, I—XIII, 1—319, Abb. 1—176 (1903); vgl. Bot. Centralbl. **XCII**, 1903, 296.

[2]) Hesselmann, H., Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. Beih. Bot. Centralbl. **XVII**, 1904, 311.

[3]) Bergen, J., Transpiration of sun leaves and shade leaves of Olea europaea and other Orval-leaves evergreens. Bot. Gaz. **XXXVIII**, 1904, 285.

[4]) Ricôme, R., Action de la lumière sur des plantes étiolées. Rev. gen. de Bot. **XIV**, 1902, 26.

[5]) Küsters Referat über „Bédélian, Influence de la culture en serre etc." in Hollrungs Jahresber. über Leistungen auf dem Gebiete der Pflanzenkrankheiten **VII**, 1905, 7; weitere Notizen über Sonnen- und Schattenblätter s. Küster, E., Path. Pflanzenanatomie 1903, 24 usw.

[6]) Leiningen, W., Graf zu, Licht- und Schattenblätter der Buche. Naturw. Ztschr. f. Land- u. Forstwirtsch. **III**, 1905, H. 5, 207.

[7]) Nordhausen, M., Über Sonnen- und Schattenblätter. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. **XXI**, 1903, 30.

Eine bemerkenswerte Eigenschaft haben die meisten Waldbäume, nämlich, daß sie in der Jugend viel mehr Schatten ertragen können als im Alter (Buche, Fichte usw.). Viele Jahre können sie, sich im wesentlichen durch breit ausladende Äste vergrößernd und so als echte Schattenpflanzen jeden Lichtstrahl ausnutzend, oft unter sehr matter Belichtung leben, bis sie durch einen Windbruch der alten Bäume usw. von stärkerem Licht getroffen in die Höhe wachsen.[1])

Jedes Blatt an einer Pflanze hat seine besondere Schattenempfindlichkeit je nach den Belichtungsverhältnissen, unter denen es entstanden ist, und je nach seiner Stellung an der Achse. Am meisten spricht dabei die Beschattung mit, welche darüberstehende Blätter ausüben. Assimilations- und Atmungsgröße sowie die Transpirationsgröße werden dadurch bestimmt. Bei den Versuchen von Griffon[2]) beispielsweise zeigte sich, daß ein so dickes Blatt wie das von *Prunus laurocerasus* noch nicht imstande war, bei direktem Sonnenlichte die Kohlensäurezersetzung eines Blattes von *Ligustrum ovalifolium* gänzlich zu verhindern. Hinter zwei solchen Blättern dagegen fand nur noch Entwicklung von Kohlensäure statt. Unter solchen Verhältnissen war also der Assimilationsprozeß bereits derart herabgedrückt, daß der Atmungsprozeß ihn übertraf.

Es kommt natürlich auch darauf an, wie die beschatteten Pflanzenteile gefärbt sind, also welche Lichtfarben noch hindurchgehen können.

Nach Teodoresco[3]) entwickeln sich die Blattgewebe am schlechtesten im grünen Licht; im roten Licht zeigen sie bessere, im blauen aber die beste Ausbildung, also größte Streckung. Auch die Chlorophyllkörner sind im grünen Licht kleiner, weniger zahlreich und nicht so regelmäßig verteilt wie im roten und blauen Licht.

Entsprechend der Ausbildung der Chloroplasten erweist sich auch die Arbeitsleistung derselben bei den stärker brechbaren Strahlen besonders günstig. Palladin[4]) setzte etiolierte Kotyledonen von *Vicia* auf Zuckerlösungen weißem und farbigem Lichte aus und fand, daß sowohl die Assimilation des Zuckers als auch die Bildung aktiver Proteide durch die stärker brechbaren Lichtstrahlen am wirksamsten vor sich ging; auch die Atmung war intensiver.

Wenn das Blatt infolge von mangelhaftem Lichtgenuß nicht mehr arbeiten kann, fällt es ebenso ab, wie bei Einwirkung anderer Faktoren, die seine Assimilationstätigkeit aufheben.[5]) Daraus erklärt sich der regelmäßige „Sommerlaubfall", der vom „Hitzelaubfall" (S. 428) natürlich verschieden ist. Wiesner[6]) erklärt den Sommerlaubfall damit, „daß das dem Sommerbeginn folgende Sinken der

---

[1]) Warming-Graebner, Lehrbuch der Ökol. Pflanzengeographie. 3. Aufl., 20; Graebner, Pflanzenwelt Deutschlands 165.

[2]) Griffon, Ed., L'assimilation chlorophyllienne dans la lumière solaire, qui a traversé des feuilles. Compt. rend. **CXXIX**, Paris 1899, 1276.

[3]) Teodoresco, E., Influence des differentes radiations etc. Ann. sc. nat. **8**, ser. X, 1899, 141—263 mit 4 Taf. und 20 Abb.; vgl. Bot. Jahresber. 1901, 2, 133.

[4]) Palladin, W., Influence de la lumière etc. Rev. gen. bot. 1899, 81—105; vgl. Bot. Jahresber. 1899, 2, 134.

[5]) Vöchting, H., Über die Abhängigkeit des Laubfalls von seiner Assimilationstätigkeit. Bot. Ztschr. 1891, Nr. 8 u. 9.

[6]) Wiesner, Jul., Über Laubfall infolge Sinkens des absoluten Lichtgenusses (Sommerlaubfall). Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. **XXII**, 1904, 64.

täglichen Lichtstärke ein Sinken des (absoluten) Lichtgenusses der betreffenden Pflanze unter das Minimum herbeiführt, wodurch alsbald ein Loslösen der Blätter herbeigeführt wird".

Es ist selbstverständlich, daß bei jeder Pflanze von der Ausgiebigkeit der Kohlenstoffassimilation die Menge der Blüten abhängig ist, also Pflanzen unter Lichtbedingungen, die ihrer Art nicht genügen, weniger blühen.[1]) Ausschließlich diffuses Licht verzögert die Blütezeit und kann die völlige Reife der Früchte verhindern, so daß die Samen gänzlich atrophieren können.[2])

Unter den Kartoffelsorten gibt es solche, die nicht oder sehr wenig blühen oder aber die gebildeten Blüten vorzeitig wieder abstoßen. Durch künstliche Stauung bzw. Verhinderung der Abwanderung der Assimilate in die Wurzeln und Knollen mittels Ringelung (leichte Einschnürung der Stengel) kann in vielen Fällen das Blühen und die Ausbildung der Beeren erzwungen werden. Uspensky[3]) erreichte Blühen durch Anbrechen, wodurch nur eine vorübergehende Schädigung des Gefäßsystems stattfindet, die schon in drei bis vier Tagen ausgeheilt ist. Der Drang zum Blühen hat sich unterdessen entwickelt, und die Pflanze blüht. Auch Untergrabung und Abreißen der Stolonen führt zu Erfolgen.

Es kommen auch Fälle vor, wo Pflanzen mit bisheriger reichlicher Assimilation vor ihrer Blütenbildung verdunkelt werden. Im Dunkeln erscheinen die Blüten in der Regel später, ihre Farbe wird blasser, bisweilen weiß, ihre Größe und Substanzmenge geringer, die Blütenstiele nicht selten länger.[4]) Wenn aber die Blätter im Lichte verweilen und nur die Blütenknospen tragenden Äste verdunkelt werden, dann entwickeln sich nach Kraus[5]) mit wenigen Ausnahmen die Blüten vollkommen.

Eine starke Lichtverminderung tritt auch durch häufig auftretende und anhaltende Nebel sowie durch starke Wolkenbildung ein. Abgesehen von der Feuchtigkeit des Klimas (vgl. S. 346) ist die Pflanzenarmut nebel- und wolkenreicher Gebiete, wie beispielsweise des westlichen Norwegen, sicher auch auf den Lichtentzug und die Lichtzersetzung zurückzuführen. Der Lichtmangel prägt sich in jenen Gegenden oft schon durch die Tracht der Pflanzen aus; so werden viele Arten dort an nährstoffreichen Orten viel großblätteriger als in Mitteleuropa. Graebner[6]) beobachtete z. B. in Westnorwegen, daß *Tropaelum majus* scheinbar ganz blütenlos war, in Wirklichkeit steckten die Blüten unter der lichten Masse der großen Blätter.

Infolge des mit Nebel verbundenen Lichtmangels wird die Assimilation,

---

[1]) Vöchting, Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. Pringsh. Jahrb. wiss. Bot. **XXV**, 1893, 149—208, t. VIII—X; Graebner, P., Gelegentliche Kleistogamie. Verh. B. V. Brandenb. **XXXV**, 1893, 148—154.

[2]) Passerini, N., Sopra vegetazione di alcune piante alla luce solare diretta e diffusa. Bull. S. Bot. It. 1902, 13—24; vgl. Justs Jahresber. 1902, 2, 628.

[3]) Uspensky, E. M., Zur Biologie des Blühens bei der Kartoffel. Abh. des erst. Allun. Kongr. f. Gen., Sel., Samen u. Rassenviehzucht 3, 563—568.

[4]) Beulayque, Einfluß der Dunkelheit auf die Entwicklung der Blüten. Biedermanns Centralbl. 1902, 102.

[5]) Kraus, Über die Ursachen der Formveränderungen etiolierender Pflanzen. Pringsh. Jahrb. wiss. Bot. **VII**, 209.

[6]) 5. Aufl. des Handbuchs.

Transpiration und Respiration zurückgedrückt. Manchmal stellt sich dabei (in England) eine eigenartige Gelbfleckigkeit ein. Dabei scheint eine Häufung des Säuregehalts (weil bei der verminderten Atmung weniger organische Säuren verbrennen) einzutreten und eine damit verbundene Turgeszenzsteigerung zu Zellstreckungen im Mesophyll zu führen (S. 410).

Auf die Lichtfilterung oder Lichtzersetzung durch die Schattenspender und ihren Einfluß auf die Pflanzen ist in zahlreichen Arbeiten Bezug genommen (S. 327). Bei der Formationsbildung scheint diese eine nicht zu unterschätzende Rolle zu spielen.[1]) So ist der Pflanzenwuchs selbst im schattigen Eichenwalde erheblich lebhafter als im Buchenwalde. Die Eichen mit ihren gegeneinander abgerundeten Kronen lassen eben stets etwas direkt einstrahlendes, also unzersetztes Sonnenlicht auf den Boden, die Buchen aber mit ihren ineinander fahrenden Zweigen lassen kein Stückchen des Himmels frei sichtbar. Die Auslichtung der Buchen ist daher besonders stark.

Daß die Lichtstärke für das Öffnen und Schließen (Tag- und Nachtblumen) vieler Blüten ausschlaggebend ist, ist allgemein bekannt[2]); durch trübes Wetter kann das Öffnen, also auch die Bestäubung von Lichtblüten verhindert werden.

Selbst die scheinbar geringe Schattenwirkung, die das dünne Drahtgeflecht sogenannter Vegetationshäuser ausübt, vermag das Verhalten der Pflanzen merkbar zu beeinflussen.[3]) Ungleich größer ist die Schattenwirkung in Glashäusern, da hier im allgemeinen noch die Abfilterung der ultravioletten Strahlen durch das Glas hinzukommt. Gerade dem ultravioletten Spektralbezirk wird eine besonders hemmende Wirkung auf das Längenwachstum zugeschrieben, und F. Schanz[4]) führt die Gestaltung der Alpenpflanzen — kurze Internodien, derbe Blätter, runzelige Oberfläche, dunkle Farbe — auf den Reichtum des Hochgebirgslichtes an ultravioletten Strahlen zurück. In der Ebene kann man ähnliche Gestaltungsänderungen durch Eosinzugaben zum Wurzelbett hervorrufen.

Die Wirkungen bei Verwendung von Glas zu Gewächshäusern, das für ultraviolette Strahlen durchlässig ist, sind noch umstritten; manchmal sollen sie negativ bzw. unerwünscht sein.[5]) Tottingham und Moore[6]) fanden, daß manche Pflanzen, z. B. Mais und Tomaten, bei Anzucht unter „Vitaglas" frostempfindlich wurden. Bei manchen Arten zeigte sich die Samenerzeugung, die Wurzelausbildung und die Schnelligkeit der Entwicklung gefördert. Die Versuche ergaben die

---

[1]) Graebner, P., Lehrbuch der Pflanzengeographie 1855ff.; vgl. auch Warming-Graebner, Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. 3. Aufl., 21; Lundegardh, Klima und Boden. Jena 1925.

[2]) Vgl. Stoppel, R., Ztschr. f. Bot. 1910, 369ff.

[3]) Hiltner, E., Wasserkultur- und Vegetationsversuch. In: Honcamp, Handbuch der Pflanzenernährung und Düngerlehre I. Bd. Berlin, Springer 1931, 672.

[4]) Schanz, F., Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung der Vegetation. Ber. d. Bot. Ges. **36**, 1918, 619; ders., Die Wirkungen des Lichtes verschiedener Wellenlänge auf die Pflanzen **37**, 1919, 430; ders., Erscheinungen der optischen Sensibilität bei Pflanzen **41**, 1923, 165.

[5]) Vgl. Staib, Treibgemüse unter Ultravit-Blankglas. Möllers Deutsche Gärtner-Ztg. **46**, 1931, 22.

[6]) Tottingham W. E., u. Moore, J. G., Einige Phasen der Pflanzenentwicklung unter Vitaglas. Journ. of Agric. Res. **42**, 1931, 133—163.

Notwendigkeit der Trennung von ultravioletten und ultraroten Strahlen, da Vitaglas für beide Strahlenlängen eine höhere Durchlässigkeit hat als gewöhnliches.

Daß das Licht an sich eine das Längenwachstum hemmende Wirkung ausübt, ist schon eingangs berührt worden. Coupin[1]) vertritt auf Grund seiner Versuche mit Lupinen die Anschauung, daß die Wachstumsverlangsamung im Licht durch Erzeugung eines wachstumshemmenden Stoffes seitens der Chloroplasten bewirkt wird. Muß auch dahingestellt bleiben, ob diese oder andere Erklärungen für die wachstumsbremsende Wirkung des Lichtes richtig sind (vgl. S. 330), so steht doch fest, daß das Längenwachstum der Pflanzen in einer um so anormaleren Weise zunimmt, je weniger die zur Verfügung stehenden Lichtmengen den Lichtbedarf der Pflanze zu befriedigen vermögen bzw. im extremsten Falle überhaupt fehlen. Die Folge ist das Vergeilen der Pflanzen.

Das Etiolieren (Vergeilen, Verspillern) der Pflanzen

Das Vergeilen der Pflanzen ist dadurch charakterisiert, daß die einzelnen Stengelglieder der Mehrzahl der grünen Pflanzen ungemein lang und schwach werden, die Blätter sich ebenso verhalten (Mehrzahl der Monokotyledonen) oder aber sich überhaupt nur sehr wenig ausbilden und ihr ganzes Leben hindurch in einem knospenähnlichen Zustande (die meisten Dikotyledonen) bleiben.

Mit der Gestaltsänderung ist eine Verbleichung der grünen Pflanzenteile, also verhinderte Ausbildung oder Zerfall vorhandener Chloroplasten verbunden. Ausnahmen finden wir nur bei den Gymnospermen, von denen die Mehrzahl außerordentlich wenig empfindlich gegen Lichtentzug ist. Allerdings erfolgt nach Burgerstein[2]) die Absorption des Endosperms langsamer, die epinastische Ausbreitung der Kotyledonen träger und unvollkommener als im Licht, aber — mit Ausnahme von *Gingko biloba* und *Ephedra* — ergrünen die Keimlinge doch. *Cycas* und *Zamia* dagegen können auch bei günstiger Temperatur kein Chlorophyll in völliger Dunkelheit bilden. Unter den Koniferen seien die *Larix*-Arten die lichtbedürftigsten; sie ergrünen bei Lichtabschluß nur schwach, während dies bei den Cupressineen vollständig eintritt. Über in der Dunkelheit ergrünende Keimpflanzen berichtet H. Coupin[3]); nach ihm haben z. B. *Pinus*-Keimlinge zwei Chlorophyllsorten, die eine entwickelt sich (an den Keimlingen) im Dunkeln, die andere aber nur sehr langsam am Licht. Bringt man Dunkelkeimlinge ans Licht, so werden sie erst nach 20—30 Tagen dunkler, andere Pflanzen ergrünen nach vorherigem Etiolement schon nach wenigen Tagen.

Die verschiedenartige Ausbildung der Blätter von etiolierten Pflanzen wird damit erklärt, daß das Blatt sich selbst großenteils ernähren muß und daß das Zellulosematerial, welches es zur Neubildung und Ausbildung der Blattzellen braucht, sich nur durch die Einwirkung des Lichtes an Ort und Stelle bilden kann. Wenn diese Ernährung unterbleibt, so werden sich die in der Knospe angelegten

---

[1]) Coupin, H., Compt. rend. hebd. acad. sc. Paris **CLXX**, 1920, 189ff.; Ztschr. f. Pflanzenkrankh. **XXXI**, 1921, 31.

[2]) Burgerstein, A., Über das Verhalten der Gymnospermen-Keimlinge im Lichte und im Dunkeln. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. **XVIII**, 1900, 168—184; vgl. Justs Jahresber. 1900, 2, 250.

[3]) Coupin, H., Sur les plantules qui verdissent à l'obscurité. Compt. rend. Acad. Paris 1920, 1071f., t. 170; vgl. Matouschek in Ztschr. f. Pflanzenkrankh. **XXXII**, 1922, 28.

Blattzellen durch Wasseraufnahme strecken, und das Blatt wird sich dadurch etwas vergrößern können; aber jedes weitere Wachstum, das auf Zellvermehrung beruht, wird unmöglich sein. Je mehr ein Blatt bei seiner späteren Vergrößerung am Licht auf die Zellvermehrung angewiesen ist, um so kleiner wird es bei Lichtabschluß bleiben. Es wird sich ferner um so weniger entwickeln, je weniger Zellen ursprünglich als Blattanlage an der Stengelspitze sich bilden; ein stengelumfassendes Blatt wird sich darum mehr entwickeln können als ein quirlständiges, weil bei der Anlage des ersteren der ganze Stengelumfang tätig ist, bei Anlage des zweiten sich die Zellen in gleicher Stammhöhe auf so viel Blätter verteilen müssen, als der Quirl solche zählt. Auch die Entfernung der Blattanlage von der Reservestoffquelle spielt eine Rolle. Die zuerst entstehenden, einem Reservestoffbehälter zunächst liegenden Blätter schöpfen reichlicher aus dem Vorrat und werden daher größer als die späteren.

Nach den Erörterungen über die Vergeilungserscheinungen des Blattes bleibt die ungewöhnliche Streckung der etiolierten Stengelglieder zu erklären. Wir folgen hierin den Angaben von Kraus.[1]) In der Regel sind die verspillerten Stengel dünner als normale, was von einer geringeren Anzahl von Zellen herrührt, und diese mangelnde Tätigkeit im Kambium des Stengels wird ihre Erklärung in der Annahme finden, daß die im Lichte vom Blatt erarbeiteten Nahrungsstoffe im Stengel in radialer Richtung zunächst teilweise weiterwandern und das Kambium des Stengelinternodiums ernähren helfen. Fehlt diese Nahrungsquelle, so bleibt das Stengelglied ohne wesentlich neue Zellbildung. Auch die Verdickung der Zellwandungen unterbleibt. Im normalen Stengel verdicken sich die Parenchymzellen der Rinde und die Prosenchymzellen des Holzes während ihrer Längsstrekkung. Die Markzellen fangen erst an, sich zu verdicken, wenn ihre Streckung nahezu beendet ist, also am spätesten, da sie von dem aus dem Blatt in radialer Richtung nach dem Stamminnern wandernden Zellulosemizell erst dann erreicht werden, wenn dasselbe nicht mehr zur Verdickung der Holz- und Rindenzellen verbraucht wird. Im vergeilten Stengel ist aus Nahrungsmangel die Verdickung der Zellen nur angedeutet, so daß sie oft bei Zellen, welche zwischen den einzelnen Gefäßbündeln liegen und sich im normalen Zustande zu Holzzellen ausbilden, fast fehlt; daher findet man in etiolierten Pflanzen häufig nicht einmal einen geschlossenen Holzring. Was solchen Zellen an Verdickung abgeht, ersetzen sie durch größere Länge, welche die der normalen Zelle um das Zwei- bis Vielfache übersteigt. Diese Überverlängerung findet ihre Erklärung in den modifizierten Spannungsverhältnissen der Stengelglieder, deren Mark eigentlich der streckende Faktor ist, während das übrige Gewebe den zurückhaltenden darstellt.

Je länger also die Rindenelemente dehnbar bleiben, um so länger kann das Mark seinem Streben nach Verlängerung folgen und die übrigen Gewebe mit sich in die Höhe ziehen.

Die Art der Vergeilung wird in hohem Maße — und hier zeigt sich wieder deutlich die Ursachenverzahnung mit anderen Faktoren — durch die Luftfeuchtigkeit beeinflußt. Hohe Luftfeuchtigkeit wirkt auch im Licht auf Bau und Tätig-

[1]) Kraus, Über die Ursachen der Formveränderungen etiolierender Pflanzen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. VII, 209ff.

keit der Pflanzen ähnlich wie Lichtentzug[1]), während sich Lufttrockenheit in umgekehrter Richtung geltend macht. Bei Dunkelheit und feuchter Luft etiolieren die Pflanzen daher am stärksten. Bei Versuchen Rauwenhoffs'[2]) etiolierten beleuchtete Pflanzen in feuchter Luft stärker als dunkel gehaltene in trockener Luft, woraus Duval und Jouve[3]) schlossen, daß am Etiolement der Mangel an Transpiration weitgehend mitwirkt. Brenner[4]), der mit Sukkulenten arbeitete, kam zu derselben Ansicht.

Da bei den vergeilten Pflanzen gerade jene Elemente, die der Festigung des Pflanzenkörpers dienen, am wenigsten ausgebildet werden, ist es selbstverständlich, daß im Dunkeln gewachsene Pflanzen, wie Wiesner[5]) zeigen konnte, gegen atmosphärische Einflüsse, Regen und Wind, sehr wenig widerstandsfähig sind.

Spielt nun auch das bei völligem Fehlen des Lichtes eintretende Etiolement praktisch keine wesentliche Rolle, so um so mehr jenes, das sich bei zu geringem Lichtgenuß der ganzen Pflanzen oder auch nur bestimmter Teile der Pflanzen einstellt. Wenn sich in den Frühbeeten die Keimpflänzchen durch zu dichten Stand gegenseitig zu stark beschatten, streckt sich das hypokotyle Glied der Pflänzchen oft um ein vielfaches seiner normalen Länge, und die Pflanze knickt infolge dieser Vergeilung häufig um. Wenn hier auch noch andere Ursachen, wie hoher Feuchtigkeitsgehalt und zu geringe Bewegung der Luft mitwirken, so ist doch zweifellos das durch Lichtmangel hervorgerufene Etiolement der unteren Stengelteile einer der Hauptgründe, der solche Keimpflänzchen, z. B. von Kohlarten, besonders anfällig gegen die durch Bakterien und Pilze, namentlich von *Pythium dabaryanum Hesse*, hervorgerufene Schwarzbeinigkeit macht.

Auch die Tageslänge spielt neben der Temperatur eine große Rolle. So macht Bremer[6]) auf Grund seiner Versuche mit Radieschen darauf aufmerksam, daß man im Mai, wenn die Sonne schon ziemlich hoch am Himmel steht, 600 Pflanzen je qm, im März hingegen, wenn die Tage noch kürzer sind und das Licht noch schwächer ist, nur 400 Pflanzen auf gleichgroßer Fläche zu guter Entwicklung bringen kann.

Das Etiolieren gehört zu jenen Krankheitserscheinungen, die der Mensch vielfach absichtlich hervorruft. So verdunkelt der Gärtner beim Antreiben von Blumenzwiebeln, um das „Sitzenbleiben" der Blätter und Blütenschäfte zu verhindern, die Zwiebelknospen mit einer dunklen Papiertüte (Hyazinthen). Auch das Antreiben von Maiglöckchen, Flieder und anderen Pflanzen wird durch Lichtentzug und einsetzendes Etiolement gefördert. In der Gemüsegärtnerei spielt die Vergeilung eine große Rolle, um zarte und bleiche Gemüse zu erhalten; es sei hier nur an den Spargel und den Endiviensalat erinnert. Indem man die ziemlich weit entwickelte Blattmasse des Endiviensalats

---

[1]) Vesque u. Viet, Ann. d. sc. nat. 6 sér. Bot. **XII**, 1881, 167; weitere Beispiele u. Lit. s. Warming-Graebner, Lehrb. der ökolog. Pflanzengeographie. 3. Aufl.

[2]) Rauwenhoffs, Ann. d. sc. nat. 6 sér. Bot. V, 267.

[3]) Duval-Jouve, Histotaxie des feuilles des graminées. Ann. sc. nat. I, 1875, 97.

[4]) Brenner, W., Flora LXXXVII, 1900, 387—439.

[5]) Wiesner, H., Der Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig, Engelmann 1907, 260.

[6]) Bremer, A. H., Meldinger fraa Norges Landbrukhiskole 1928, H. 5.

(Cichorium endivia) mit Bast zusammenbindet, wird den inneren Blättern das Licht entzogen. Dadurch werden sie gebleicht, und das Gewebe wird zart und weich. Ähnlich verfährt man mit dem Römersalat *(Lactuca sativa var. romana)* und mit den Blattstielen und Blattrippen der Cardy *(Cynara scolymus)*.

Von manchen Selleriesorten dienen nicht nur die Wurzelknollen sondern auch die langen und breiten Blattstiele dem Genuß. Um sie durch Vergeilung fleischig und zart zu machen, werden sie mit Stroh umbunden und behäufelt. In England zieht man die Blätter durch 15 cm lange Drainröhren, die dann mit Erde gefüllt werden. Kopfsalat und Kopfkohl sind Beispiele solcher Gemüserassen, bei denen schließlich durch Züchtung das Etiolement der im Kopf fest eingeschlossenen Blätter erblich geworden ist.[1])

Das Lagern des Getreides und anderer Früchte

Der Verlust der Standfestigkeit von Pflanzen als Folge des Vergeilens der unteren Stengelteile spielt besonders beim Getreide, aber auch bei anderen Feldfrüchten eine Rolle. Das „Lagern" tritt ein, wenn bei zu dichtem Stande der Saaten die unteren Internodien zu wenig Licht erhalten. L. Koch[2]) hat das Lagern künstlich durch Beschattung der Halme hervorgerufen und die schon früher von Gronemeyer[3]) gemachten Angaben bestätigt. Insbesondere knickt das zweite Internodium, von der Halmbasis an gerechnet, am häufigsten ein, da es weit stärker gestreckt und weniger verdickt ist als das erste. Am stärksten werden die Vergeilungen, Überverlängerungen der Zellen und geringe Verdickungen der Wandungen dort auftreten, wo die Blattscheide den Halm am dichtesten umschließt. In der Praxis erscheint aber das Lagern häufig als eine Folge zu starker Düngung, und zwar mit Stickstoff. Letzterer veranlaßt eine üppige Entwicklung des Blattapparates und vermehrt dadurch mittelbar die Beschattung, wodurch wiederum die Durchlüftung vermindert und die Luftfeuchtigkeit erhöht wird. Aber nicht nur diese Umstände, sondern auch jener, daß die assimilierten Kohlehydrate infolge des starken Stickstoff- und Mineralstoffzustroms schon in den Blättern bei der Synthese plasmatischer Substanz größtenteils verbraucht werden, bedingt, daß in den unter Lichtarmut vergeilenden Pflanzenteilen die Bildung eiweißreicher, plasmatischer, osmotisch nur wenig wirksamer Stoffe gegenüber der Anhäufung von osmotisch wirksamen und die Streckung begünstigenden Kristalloiden zurücktritt. An der Anhäufung kristalloider Stoffe ist bei etiolierten Pflanzen namentlich Asparagin beteiligt, an dessen Bildung anscheinend nicht nur die Asparaginsäure sondern auch andere Aminosäuren mitwirken, wenn durch Licht- und damit Kohlehydratmangel die Eiweißsynthese gehemmt ist.[4]) Aber auch die anorganischen Stickstoff- und Mineralsalze werden bei Stockung der synthetischen Vorgänge durch Kohlehydratmangel zum Teil unverarbeitet bleiben.

---

[1]) Vgl. Molisch, H., Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. Jena, Fischer 1916; Gartenbauwissenschaft I, 1929, 3.

[2]) Koch, L., Abnorme Änderungen wachsender Pflanzen durch Beschattung.

[3]) Gronemeyer, Agronom. Ztg. 1867, Nr. 34.

[4]) Euler, Pflanzenchemie II, 203. Braunschweig 1909.

Die Widerstandsfähigkeit gegen das Lagern wird schon durch das Wetter während der Saat beeinflußt, denn nach Schellenberg[1]) liegen die Bestockungsknoten höher, wenn sich die Saat bei trüber Witterung entwickelt. Sonniges und helles Wetter ist daher günstiger, weil mit einer tieferen Lage des Bestockungsknotens eine größere Standfestigkeit verbunden ist. Im allgemeinen neigen kurzstrohige Sorten weniger zur Lagerung als langstrohige.

Bei an und für sich zum Lagern neigenden, schwachstengeligen Pflanzen, wie Wicken, Erbsen und dgl. tritt bisweilen ein Faulen der dem Licht entzogenen, lagernden Teile auf, was besonders bei Futterwicken verlustbringend sein kann. Man sät daher häufig eine Stützfrucht mit aus. Als solche kommen Ackerbohnen, Hafer oder neuerdings auch weißer Senf in Frage. Auch haben sich Sommerweizen oder Sommerroggen, der nach dem Schossen zweckmäßig geköpft wird, nach Versuchen der Bayer. Saatzuchtanstalt bewährt.[2])

Lichtmangel als krankheitsbegünstigende Teilursache

Es sei hier noch einmal daran erinnert, daß das Licht den verhältnismäßigen Anteil der Wurzeln und der der Vermehrung dienenden Organe, der Blüten und Früchte, an der Gesamtpflanze, Schatten hingegen den Anteil der vegetativen Organe, der Sprosse und Blätter vergrößert. Innerhalb der ökologischen Streubreite wildwachsender Pflanzen werden im allgemeinen auch die Nährstoffverhältnisse des Bodens im Einklang stehen mit den Licht- und Assimilationsbedingungen. Anders bei den Kulturpflanzen, denen durch die Bodenbearbeitung und insbesondere durch die Düngung wesentlich erhöhte Nährstoffmengen zugeführt werden, wodurch unter Umständen auch die Ansprüche an die Assimilationsbedingungen gesteigert werden können, soll nicht ein Mißverhältnis entstehen. Wießmann[3]) fand, daß zwar Kali, Stickstoff und Phosphorsäure bei Hafer, der im Schatten gezogen wurde, einen höheren Prozentsatz ausmacht als bei in vollem Lichte gezogenen Pflanzen, daß aber die Ausnützung der Nährstoffe gehemmt war. Setzt man die Nährstoffauswertung bei den im Lichte gezogenen Pflanzen gleich 100, so betrug sie bei den im Schatten gewachsenen für Kali nur 74,47 % und für Stickstoff nur 62,58 %. Diese schlechte Ausnützung wird sich in einer Ertragssenkung auswirken; die aufgenommenen und nicht verarbeiteten Salze können aber auch im pathologischen Sinne schädliche Einflüsse ausüben. Pagnoul[4]) fand unter dem Einfluß stärkerer Beschattung bei Zuckerrüben einen starken Rückgang des Zuckergehalts unter Anwachsen der Blattmenge je g Rübenkörper und bei Kartoffeln einen geringeren Knollenertrag mit bedeutendem Rückgang an Trockensubstanz. Dabei wies er nach, daß der Nitratgehalt in Blättern und Wurzeln bei den beschatteten Rüben und Kartoffeln mehr als

[1]) Schellenberg, H. C., Untersuchungen über die Lage des Bestockungsknotens beim Getreide. Forsch. auf dem Gebiete der Landwirtschaft Frauenfeld 1902.

[2]) Kreutz, H., Der Hülsenfruchtbau. In: Römer, Handbuch des Landwirts Bd. 3. Berlin, Parey 1930.

[3]) Wießmann, H., Einfluß des Lichtes auf Wachstum und Nährstoffaufnahme beim Hafer. Landw. Jahrb. **LIII**, 1919, 183—190; ders., Einfluß des Lichtes bei verschiedenen Getreidegattungen. Landw. Jahrb. **LXI**, 56, 1921, 155ff.

[4]) Pagnoul, Annales agronomiques VII, 1891.

zehnmal so groß war als bei den in freier Besonnung gewachsenen Pflanzen. Im Schatten konnten die salpetersauren Salze mangels genügender Kohlehydratmengen nicht verarbeitet werden. Zu ähnlichen Ergebnissen kamen Strohmer, Briem und Fallada.[1]) Es ist beachtenswert, daß einige Stoffwechselstörungen innerhalb des Entwicklungsrhythmus der Pflanzen in jenem Zeitpunkt aufzutreten pflegen, in dem die Pflanze vom vegetativen Wachstum zum generativen oder auch zur Ausbildung von Überwinterungsorganen mehr oder weniger deutlich übergeht, also dann, wenn sich das Verhältnis Kohlehydrate : Salze zugunsten der Kohlehydrate umkehren muß. Dieser Fall liegt unter anderem vor bei der Dörrfleckenkrankheit des Hafers[2]), bei der Hafersucht (S. 459), zeitlich etwas vorgeschoben bei der Chlorose der Lupinen[3]) und bei den Blattrollerscheinungen der Kartoffel. Merkenschlager[4]) spricht von der kritischen Periode der Kartoffel zur Zeit der Vegetationshöhe: „In dieser Zeit vollzieht die Kartoffelpflanze tiefgreifende physiologische Umstellungen. Der Blutungsdruck von der Wurzel her hat aufgehört. Der Säftestrom in die Knolle soll jetzt einsetzen, und was es für den Gesamtstoffwechsel bedeutet, wenn die Assimilationsorgane dauernd unter hohem Druck stehen, braucht wohl im einzelnen nicht ausgeführt zu werden." Auch die Rüben befinden sich zur Zeit, in der die Herz- und Trockenfäule auf bestimmten Böden aufzutreten pflegt, in einer inneren Umstimmung ihrer Entwicklung, indem sie von stärkerer Blattentfaltung zu einem stärkeren Wachstum des Rübenkörpers übergehen.[5]) In den genannten Fällen ist das Auftreten pathologischer Erscheinungen während einer kritischen Entwicklungsperiode der Pflanzen charakteristisch, in der ein relatives Übergewicht der Kohlehydraterzeugung über die Mineralstoffaufnahme und -verarbeitung erreicht sein soll. Denn erst wenn ein Überschuß der Mineralstoffe bis zu einem bestimmten Grad verbraucht ist, ist die Pflanze in der Lage zu schossen und ihre Blüten, ihre Früchte oder ihre Überwinterungsorgane zu entwickeln und kräftig auszubilden, so daß man sagen kann: Salze, die mangels genügender Kohlehydrate nicht oder noch nicht verarbeitet oder festgelegt werden können, wirken je nach vorhandener Menge als Hemmungsstoffe auf die Entwicklung des generativen bzw. des Erhaltungsstadiums.

Wenn also der Pflanze die Mineralstoffe in ausreichender oder zu großer Menge, die Kohlehydrate aber in verhältnismäßig ungenügendem Ausmaße zur Verfügung stehen, kann sich das zu ungunsten der Kohlehydrate verschobene „Kohlehydrat : Mineralsalz-Verhältnis" in schädlicher Richtung auswirken, und zwar besonders dann, wenn die Mineralstoffe in einem unharmonischen Verhältnis im Boden vorhanden sind. Hiermit ist eine Frage angeschnitten, der im Pflanzen-

---

[1]) Strohmer, Fr., Briem u. Fallada, O., Österr.-ungar. Ztschr. f. Zuckerind. u. Landwirtschaft **XL**. Wien 1911, 1—18; Strohmer, Fr., Ebd. **XLI**, 1912, H. 6.

[2]) Hiltner, E., Die Dörrfleckenkrankheit des Hafers. Landw. Jahrb. 1924, 689—769.

[3]) Merkenschlager, F., Zur Frage der Kalkempfindlichkeit der Lupine. Fühlings Landw. Ztg. **70**, 1921, H. 11/12, 232.

[4]) Merkenschlager, F., Zur Pathologie der Blattrollkrankheit. Arb. aus der Biologischen Reichsanstalt für Land- u. Forstwirtschaft 17. Bd., H. 4, 354.

[5]) Hiltner, E., Über die Herz- und Trockenfäule der Zucker- und Runkelrüben. Wochenblatt des Landw. Ver. in Bayern Nr. 27, 3. Juli 1930.

bau eine Rolle zukommt, deren Bedeutung im allgemeinen um so mehr unterschätzt erscheint, als eine Anzahl stoffwechselpathologischer Erscheinungen auf eine Störung des Verhältnisses Kohlehydrat : Mineralstoffe zurückgeführt werden muß. Dieses Verhältnis wird natürlich nicht nur durch das Lichtklima des Standorts und seine wechselnde Beeinflussung durch Bewölkung, Tageslänge und dgl. bestimmt, sondern ebenso von dem Gehalt des Bodens an den verschiedenen Nährstoffen, deren mengenmäßigem Verhältnis zueinander, von der Art und Reaktion des Bodens, seinem Gehalt an Humus und anderen Kolloiden, welche die Salze mehr oder weniger fest adsorbieren, und schließlich vom gesamten Wasserhaushalt der Pflanze. Es stehen den durch die Blätter beschafften Kohlehydraten die verschiedenen, durch die Wurzeln aufgenommenen Nährstoffe gegenüber. Nun hat sich bei Versuchen ergeben, daß die auf bestimmten Bodenarten auftretende Dörrfleckenkrankheit des Hafers desto stärker in Erscheinung tritt, je ungünstiger die Licht- und Assimilationsverhältnisse sind und umgekehrt (Abb. 55). Ferner hat sich gezeigt, daß Haferpflanzen, die in solche Böden, die unter normalen Bedingungen die Krankheit mit Sicherheit hervorrufen, erst dann ausgepflanzt wurden, nachdem sie während ihrer ersten Jugendentwicklung unter Mineralstoffhungerbedingungen vorgezogen worden waren, widerstandsfähig gegen die Dörrfleckenkrankheit sind. In diesem Falle waren die Kohlehydrate von vornherein in einem solchen Übergewicht, daß sie die Bodennährstoffe auffangen konnten, deren reibungslose synthetische Verarbeitung ermöglichten und so Stoffwechselstörungen verhinderten. Aus diesen und anderen Feststellungen schloß E. Hiltner[1]) auf gesetzmäßige, mehr oder minder allgemeingültige Zusammenhänge, denen er unter der Bezeichnung „Kohlensäure-Mineralstoffgesetz“ folgende Formulierung gab:

Normale Lichtverhältnisse. Schwach dörrfleckenkrank, mit Mangansulfatzusatz (rechts) gesund.

Stark beschattet. Die meisten Haferpflanzen sind infolge der ungünstigen Licht- und Assimilationsverhältnisse an der Dörrfleckenkrankheit zugrundegegangen. Mangansulfatgabe (rechtes Gefäß) hat auch im Schatten stark krankheitshemmend gewirkt.

Abb. 55. Nach E. Hiltner.

„Der Aufnahme zu großer Mengen oder physiologisch nicht ausgeglichener Bodennährstoffe muß die Pflanze — soll das Optimum der Gesundheit gewahrt

[1]) Hiltner, E., Die Dörrfleckenkrankheit des Hafers und ihre Heilung durch Mangan. Das Kohlensäure-Mineralstoffgesetz. Landw. Jahrb. 1924, 763.

bleiben und sollen nicht Störungen des Gleichgewichts der chemischen Baustoffe und damit der Ernährung eintreten — eine genügende Kohlensäureassimilation entgegenstellen können. Bedingen Witterung, Lichtverhältnisse und vor allem stärkere künstliche Düngung usw., daß dies nicht der Fall ist, so treten Ernährungsstörungen ein, die in Krankheiten sichtbar zum Ausdruck kommen können und unter Umständen auf das Saatgut übergehen."

Welche Mineralstoffe es im einzelnen sind und welche Stoffverhältnisverschiebungen im Boden krankheitsbegünstigend wirken, ist im Abschnitt über den Einfluß der Ernährung und Düngung, auf den hier verwiesen wird, eingehend behandelt. Hier kann auf die pathologischen Erscheinungen im wesentlichen nur vom Standpunkt des Lichtes und der Assimilation eingegangen werden. Hat die Verfolgung der Dörrfleckenkrankheit des Hafers zur Erkennung gesetzmäßiger Zusammenhänge geführt, so lassen sich doch eine ganze Reihe anderer Beispiele für die Richtigkeit dieser Beziehungen anführen:

F. Merkenschlager[1]) hat die Anschauung vertreten, daß die gelbe Lupine, die ja aus einem der kohlehydratärmsten Samen hervorgeht, gerade deshalb besonders stark an der Kalkchlorose leidet, weil sie nicht immer imstande ist, rasch genug eine genügende Kohlehydratmenge zu erzeugen. Nach Boas und Merkenschlager[2]) beruht die schädliche Wirkung des Kalkes bei der Chlorose der Lupinen darin, daß sein zweiwertiges Kation die Eiweißkörper ausflockt, wenn diese nicht durch die bei der Assimilation gewonnenen Kohlehydrate geschützt sind. Auch bei verschiedenen anderen Pflanzen kann das Auftreten der Chlorose davon abhängig sein, ob die Kohlehydrate von vornherein in solcher Menge erzeugt werden, daß sie schädliche Stoffe innerhalb der Blätter zu verarbeiten und abzupuffern vermögen.

So können sich die schädlichen Einflüsse bestimmter Bodenarten bzw. Ernährungen auf Pflanzenarten, die unter Umständen jahrelang schön dunkelgrün waren, im Auftreten von Chlorose geltend machen, wenn der Assimilationsapparat der Pflanze stark geschwächt wird. Dies kann dadurch geschehen, daß die Pflanzen zu stark und unsachgemäß zurückgeschnitten werden, wodurch die Krone und die Zahl der Blätter in ein Mißverhältnis zur Größe der Wurzel und deren Stoffaufnahme kommen können. Umgekehrt vermag eine starke Beschädigung oder ein Zurückschneiden der Wurzel zum Wiederergrünen der erkrankten Pflanze zu führen. In einigen, aber nicht in allen versuchten Fällen gelang es E. Hiltner[3]), chlorotische Robinien durch Ringelung, die eine Stauung der Kohlehydrate in der Krone und eine Hemmung der Kohlehydraternährung der Wurzel bedingt, zu heilen. Molisch[4]) erwähnt, daß nach Ringelung häufig eine Rotfärbung der Blätter durch Anthocyan eintrete (vgl. S. 332). Wo verhältnismäßig langsamwüchsige Obstsorten und dergleichen auf Unter-

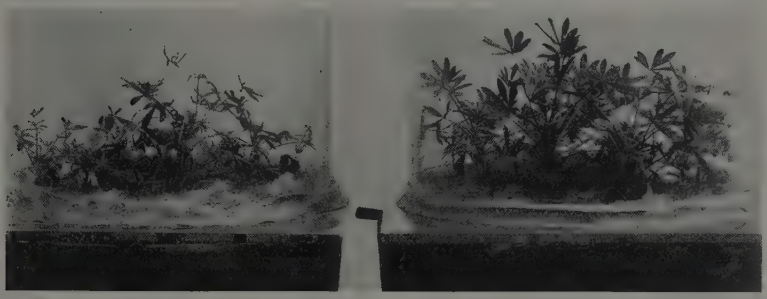
[1]) Merkenschlager, F., Zur Frage der Kalkempfindlichkeit der Lupine. Fühlings landw. Ztg. 70, 1921, 232.

[2]) Boas u. Merkenschlager, Die Lupine als Objekt der Pflanzenforschung. Berlin, Parey 1923.

[3]) Hiltner, E., Störungen gesunden Pflanzenwachstums durch unausgeglichene Ernährung. Fortschr. d. Landw. 1, 1926. 329.

[4]) Molisch, Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. 1916.

lagen mit schnellwüchsiger Wurzel gepfropft sind, wird die Neigung zur Chlorose, immer vorausgesetzt, daß die Bodeneinflüsse überhaupt Chlorose begünstigen, stärker sein als im umgekehrten Fall. Auch eine stärkere Beschädigung der assimilierenden Blattmassen durch Insektenfraß oder durch Pilzkrankheiten kann zu einer schädlichen Verhältnisverschiebung der Kohlehydrate zu den Mineralstoffen führen. So hat man beobachtet, daß Reben, deren Blätter durch starken Peronosporabefall in ihrer Tätigkeit geschwächt wurden, häufig im folgenden Jahre an der Gelbsucht erkrankten.[1]) Auch bei anderen Krankheiten,



Ohne vermehrte CO_2-Zufuhr zu den Blättern: die gelben Lupinen leiden stark an Chlorose und beginnen einzugehen.

Mit künstlich vermehrter CO_2-Zufuhr zu den Blättern: das Auftreten der Chlorose ist wesentlich zurückgehalten.

Die Lupinen wachsen durch eine mit Durchbohrungen versehene Glasscheibe. An den Durchbohrungen sind die Stengel gegen die Scheibe abgedichtet. Dadurch wird ein Eindringen zugeführter Kohlensäure aus den der Scheibe aufgekitteten Zylindern in das Chlorose begünstigende, kalkreiche Wurzelbett verhindert. Geschieht dies nicht, so kann die günstige Wirkung der erhöhten CO_2-Zufuhr zu den Blättern durch die ebenfalls erhöhte CO_2-Anreicherung im Boden und die dadurch vermehrte Lösung von Kalk aufgehoben werden.

Abb. 56. Nach E. Hiltner.

wie der Gelte des Hopfens, den Abbauerscheinungen der Kartoffel, spielen derartige Verschiebungen des Kohlehydratverhältnisses mit herein. So wird auch die von L. Hiltner und F. Lang[2]) nachgewiesene Tatsache, daß starke Volldüngungen oder einseitige Düngungen unter gewissen Boden- und Witterungseinflüssen besonders rasch zum Abbau der Kartoffel führen können, und anderseits die Feststellung, daß abgebautes Kartoffelsaatgut wieder gesunde Pflanzen zu erzeugen vermag, wenn es auf bestimmten nährstoffarmen Böden angebaut wird, durch das Kohlensäure-Mineralstoffgesetz erklärt.

Zschokke[3]) hat die Weinmißernten der Jahre 1923 und 1926 in ihren klimatischen Ursachen eingehend verfolgt. Er führt das ungewöhnliche Gelbwerden ganzer Stöcke oder das frühe Vergilben der unteren, beschatteten Blätter auf Unterdrückung der Assimilation während kühler und lichtarmer Zeitab-

[1]) Hiltner, L., Ber. über die Tätigkeit der Kgl. Agrikulturbotan. Anstalt in München im Jahre 1907. München 1908, 106; ders., Pflanzenschutz nach Monaten geordnet. 2. Aufl. Stuttgart 1926; Schellenberg, A., Gelbsucht infolge ungenügender Bekämpfung des falschen Mehltaus. Schweiz. Ztschr. f. Obst- u. Weinbau **36**, 1927, 15, 262.

[2]) Hiltner, L. u. Lang, F., Über den Einfluß von Überdüngungen auf den Ertrag und den Abbau der Kartoffeln. Landw. Jahrb. f. Bayern 1921, H. 4/5.

[3]) Zschokke, Wein und Rebe **9**, 1927, 74—85, 127—136.

schnitte nach vorher kräftigem Austrieb zurück. Ungünstige Witterungseinflüsse führen zu Kümmerwuchs einzelner Stöcke und ganzer Weinberge, zum Entwicklungsstillstand der Gescheine, zu deren Abwelkung infolge ungenügender Neubildung an organischen Nährstoffen, insbesondere wenn die Stöcke schon im Vorjahre nur mangelhaft mit Reservestoffen ausgerüstet worden waren, zu Verzögerung des Aufblühens, rötlicher Verfärbung der noch geschlossenen Blütenblättchen, die sitzenbleiben, statt abgeworfen zu werden, zu schlechter Befruchtung als Folge eines Hungerzustandes und zum „Abrieseln" zahlreicher Blüten (S. 383). Starkes Triebwachstum schon vor und während der Blüte, das besonders für den Riesling oder für starktriebige Unterlagen typisch ist, begünstigt das „Abwachsen" und „Abwelken", wenn zeitweilig die Assimilationstätigkeit und Kohlehydraterzeugung gehemmt und unzulänglich wird.

Auch das Versagen der Lärche bei ihrem Anbau in Mittel- und Norddeutschland und in Frankreich, ihre Anfälligkeit gegen Insekten (Lärchenläuse, Lärchenminiermotte und Lärchengallwickler) und gegen den Pilz *Peziza amorpha (Dasyscypha Willkommii)* läßt sich allem Anschein nach auf derartige Verhältnisverschiebungen der Ernährung zuungunsten der Kohlehydraterzeugung zurückführen. Die Lärche ist nach Kirchner[1]) ein ausgesprochener Hochgebirgsbaum, dessen obere Höhengrenze in den Alpen bei etwa 2400 m, im Berninagebiet sogar bei 2660 m und dessen untere selten unter 900 m liegt. Innerhalb dieses Verbreitungsgebietes genießt die Lärche eine lange und tiefe Winterruhe von mindestens vier Monaten, während der sie gegen Kälte sehr unempfindlich ist. Sie belaubt sich im Frühling schnell und vermag die kurze, aber durch hohe Lichtmengen ausgezeichnete Vegetationszeit des Hochgebirges gut auszunützen. Zu ihren Lebenselementen scheint auch der starke Luftwechsel der Gebirgsgegenden zu gehören. Sie verbindet mit einer Transpirationsstärke, die nicht nur die aller einheimischen Koniferen, sondern auch die der meisten Laubbäume übertrifft, das größte Lichtbedürfnis unter allen einheimischen Nadelbäumen. Es ist anzunehmen, daß sie unter den Luft-, Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen ihres hochgelegenen natürlichen Standortes ihr Assimilationsoptimum findet. Forstmeister Boden führt das Auftreten des Lärchenkrebses darauf zurück, daß die Lärche in Unterdrückung gebaut wird oder durch Überwachsenwerden durch andere Bäume in Unterdrückung und in Lichtmangel gerät: denn das Licht sei die Amme der Lärche. Als Parallelfall sei erwähnt, daß Forstmeister Moldenhauer in Dänemark durch rechtzeitige Lichtstellung in vielen Fällen eine stärkere Verlausung von Tannen verhindern konnte.[2]) Wird daher der Lichtgenuß der Lärche verringert, und das ist schon bei Anbau in der Ebene der Fall, so ist mit einem Zurücktreten der Kohlehydraterzeugung gegenüber der Salzaufnahme um so mehr zu rechnen, als die Böden der Ebene meist reicher an Nährstoffen sein werden als jene der Gebirge. Derartige Verschiebungen der Ernährungsverhältnisse beweisen die Analysenergebnisse R. Webers, der Stammabschnitte und im Oktober gepflückte Lärchennadeln

[1]) Kirchner, O., Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas I, 1,157. Stuttgart, Ulmer 1904.

[2]) Falck, R., Lärchensterben und Theorie der Krebsbildung. Gartenbauwissenschaft I, 1929, 53.

aus verschiedenen Höhenlagen (Spessart, Maintal und bayerische Alpen) untersuchte. Weber, der ähnliche Verhältnisse bezüglich des Aschengehaltes auch bei Buchenlaub aus verschiedenen Höhenlagen fand, schreibt[1]: „Die organische Substanz der Lärchennadeln nimmt in einer bemerkenswerten Regelmäßigkeit mit der absoluten Höhe der Standorte zu; umgekehrt stellt sich der Gehalt an Reinasche. Der Aschengehalt ist auch ein absolut größerer, wenn die Lärche im Flachlande oder Mittelgebirge wächst, so daß also zur Herstellung der gleichen Menge verbrennlicher Substanz immer mehr Mineralstoffe von der Pflanze aufgenommen werden, je mehr ihr Anbau in die Ebene hinabsteigt. Gerade die wichtigsten Aschenbestandteile, Kali und Phosphorsäure, zeigen gegenüber den Alpenlärchen bei den Exemplaren der Ebene eine regelmäßige Zunahme. Betreffs des Kalkgehalts steht zwar auch die Lärche der Ebene obenan; doch scheint hier die Bodenbeschaffenheit sehr maßgebend zu sein. Magnesia und Schwefelsäure zeigen unbedeutende, Eisenoxyd und Kieselsäure wiederum größere Zunahme."

In der Ebene kann ein verhältnismäßig frühzeitig einsetzendes Frühjahr oder ein langhinausgezogener Herbst Temperaturverhältnisse bieten, welche die Vegetationsvorgänge und die Nährstoffaufnahme fördern bzw. den Baum nicht zur Winterruhe kommen lassen, ohne daß die ihm entsprechenden Lichtintensitäten gegeben sind. Sorauer beobachtete in solchen langen, relativ warmen und auch feuchten Herbsten, daß nach Abschluß des sommerlichen Jahresringes noch einige Lagen Frühlingsholz gebildet wurden, also in einer Zeit, in der für den Verbrauch von Reservestoffen kein genügender Ersatz mehr geschaffen werden kann. In der Ebene wird in derartigen Fällen eine vollkommene Winterruhe, die Kirchner für die Lärche als erforderlich betrachtet, gestört, womit auch die der Lärche an und für sich eigentümliche Widerstandsfähigkeit gegen Frost verloren gehen kann und durch Frostwunden Parasiten, wie der Pilz des Lärchenkrebses, Eingang finden.

Die Schattentracht der Gehölze usw.

Je schattiger lichtbedürftige Pflanzen oder Teile derselben stehen, desto mehr werden sie in ihrer Tracht verändert. Durch Abnahme der erforderlichen Lichtmenge tritt eine Minderung der Assimilationsarbeit der grünen Organe ein, die Ergänzung plastischen Materials wird gehemmt. Die Folge ist mangelhafte Ausbildung und Ausreifung des Holzes und der Knospen sowie erhöhte Frostempfindlichkeit. Treiben solche Zweige wieder aus, so werden sie doch, weil die schwachen und lichtarm gestellten Blätter nur schwach assimilieren und daher geringe Saugkräfte entwickeln, mit der Zeit aus den kräftigen Saftbahnen ausgeschaltet und ihre Blätter abgestoßen.

Im Innern der Kronen der Bäume und Sträucher ist dieser Vorgang ganz normal; er bedingt die natürliche Auslichtung der Kronen, den Abwurf überzähliger Äste und Zweige. Da diese abgestorbenen Zweige oft Parasitenherde

[1]) Weber, R., Allgem. Forst- u. Jagdztg. 1873, 367 (Lärche) und 1875, 221 (Buche); vgl. auch Schönwald, Eberts u. Müller, H., Ztschr. f. Forst. u. Jagdwesen L, 1918, 257ff., 416—421.

werden, können sie eine Gefahr für den Baum (Obstbäume!) bilden. Eines der typischsten Beispiele für die natürliche Auslichtung ist der Buchenwald, der sich schließlich zum oben geschlossenen, aber unter dem dichten Laubdach zweig- und laubarmen „Buchendom" zusammenwölbt. Ganz anders entwickelt sich der lichtere Eichenwald.[1])

Nach Wiesner[2]) können die Blätter, besonders Schattenblätter, auch durch stärkeren Wind aus ihrer normalen Lichtlage gebracht werden. Das bedingt eine Abschwächung des Lichtgenusses, dem die Blätter erliegen können und abfallen.

Nach Untersuchungen von Scheidter[3]) gehört hierher auch das seit 15—20 Jahren im Frankenwalde und anderswo beobachtete Tannensterben, für das bisher klimatische Einflüsse, Rauchbeschädigungen, Tannenmüdigkeit, Tanneninsekten, Hallimasch u. a. verantwortlich gemacht wurden. Scheidter sucht zu zeigen, daß alle diese Faktoren nur sekundäre Bedeutung haben und daß die Hauptursache in der Art der Bewirtschaftung zu suchen ist. Im „Plenterbetrieb" bewirtschaftete Privatwaldungen waren so gut wie vollkommen frei vom „Tannensterben", während dicht daneben liegende Staatswaldungen sehr zu leiden hatten. Zu dichter Bestand, vor allem Mischbestand mit der Fichte hemmen die normale Entwicklung der Tanne; durch die starke Beschattung sterben die unteren Zweige ab und werden für die Nahrungszufuhr unbrauchbar. Die übrig bleibende kleine Krone ist nicht mehr imstande, genügend Wasser in die Höhe zu ziehen, die Tanne bleibt infolgedessen im Wachstum hinter der Fichte, die sie bald vollständig überflügelt, zurück und stirbt ab. Auf den absterbenden Tannen finden Hallimasch und Tanneninsekten geeignete Nährstätten, sie vermehren sich stark und befallen nun auch gesunde Bäume.

Rubner[4]) hat darauf aufmerksam gemacht, daß schlechte Beleuchtung wie auch andere Schädigungen (Kahlfraß usw.) die Ausbildung der Jahresringe hindern können. Der Mangel an plastischem Material läßt den Jahresring verkümmern oder ganz fehlen, und die Pflanzen behalten oft lange Jahre die jugendliche Tracht.

Arn. Engler[5]) und in neuester Zeit E. Münch[6]) haben gezeigt, daß die verschiedene Zeit der Belaubung der Buche und ihrer einzelnen Zweige davon abhängt, ob die Individuen oder auch ihre Teile beschattet sind oder nicht; je mehr Lichtknospen vorhanden sind, desto später wird das junge Laub entwickelt.

---

[1]) Vgl. Lundegardh, Klima und Boden. Jena 1925. Abb

[2]) Wiesner, J. von, Studien über den Einfluß der Luftbewegung auf die Beleuchtung des Laubes. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien **CXXIII**, 1914, 895—910.

[3]) Scheidter, Franz, Das Tannensterben im Frankenwalde. Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landw. **XVII**, 1919, 69—90; vgl. Angew. Bot. I, 1919.

[4]) Rubner, K., Das Hungern des Kambiums. Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landw. 1910, 212, mit 28 Abb.

[5]) Engler, Arn., Untersuchungen über den Blattausbruch und das sonstige Verhalten von Schatten- und Lichtpflanzen der Buche und einiger anderer Laubhölzer. Mitt. Schweiz. Centralanst. f. d. forstl. Vers.-Wes. **X**, 1913; ders., Versuche mit Samen der Fichte. Ebd. 364.

[6]) Münch, E., Die Knospenentfaltung der Fichte und die Spätfrostgefahr. Allg. Forst- u. Jagdztg. Nov. 1923, 241—266.

Ausreifen des Holzes

Allgemein bekannt ist, daß nach einem hellen und warmen Sommer die frostempfindlichen Holzgewächse einen strengen Winter besser überstehen als nach nasser und kühler Sommerwitterung. Unter sonst gleichen Angriffsverhältnissen für den Frost erliegen Bäume schattiger Standorte schneller als solche von sonnigen Lagen. Das Holz ist weniger ausgereift. Verschieden hoher Wassergehalt charakterisiert die Holzreife nicht, denn die Hoffmannschen[1]) Untersuchungen haben ergeben, daß der Gehalt an mechanisch gebundenem Wasser, das je nach Lufttrockenheit entweicht, keinen Maßstab für die Frostempfindlichkeit abgibt. Es ist die ganze stoffliche[2]) und gestaltliche[3]) Zusammensetzung, die sich je nach den Witterungs- und Ernährungsverhältnissen innerhalb der Vegetationsperiode des Zweiges ändert und dessen Widerstandsfähigkeit bedingt. Jeder Zweig hat seinen besonderen Charakter, seinen besonderen Aufbau, und von der Witterung hängt es ab, wie die Nährstoffe verarbeitet werden. Deshalb gehen an demselben Baume in demselben Jahre die einzelnen Zweige als verschiedene Individuen dem Winter entgegen und erliegen deshalb auch in ganz verschiedenem Maße.[4])

Es ist mehrfach betont, daß der Wassergehalt des Zellenleibes, also auch die Konzentration der Zellsäfte, viel zur größeren oder geringeren Frostempfindlichkeit beitragen, aber dieser Umstand wird durch die viel größere, wechselnde Wassermenge verdeckt, mit der das Gewebe eines Baumes sich je nach der Zufuhr aus dem Boden vorübergehend vollsaugt und sie durch Verdunstung wieder abgibt.

Der Wassergehalt schwankt von Woche zu Woche und wahrscheinlich auch von Tag zu Tag.[5])

Spamer, der das Hoffmannsche Material genauer untersuchte, fand, daß Aschen-, Wasserstoff- und Kohlenstoffgehalt der Zweige eine bestimmte Abhängigkeit von der Niederschlagsmenge und Temperatursumme eines jeden Jahres erkennen ließen. Es handelt sich dabei um Wärme und Niederschläge während der Hauptverholzungsperiode von Juli bis Oktober.

Gute und „harmonische" Ernährung begünstigt die Holzreife. Stickstoffüberfluß, namentlich vom Spätsommer an, verzögert die Ausreifung und das Einsetzen der Ruheperiode. Kali wirkt umgekehrt.

Die stoffliche Verschiedenheit äußert sich darin, daß die Kurve der Kohlenstoffmenge einen entgegengesetzten Verlauf zu der der Niederschläge in den einzelnen Jahrgängen zeigt. So fällt nach den Untersuchungsergebnissen das reifere Holz mit den trockenen und damit lichtreicheren Jahrgängen zusammen und charakterisiert sich durch größeren Gehalt an Kohlenstoff und auch

---

[1]) Hoffmann, Ein negatives Resultat. 1882.

[2]) Spamer, Untersuchungen über Holzreife. Allg. Forst- u. Jagdztg. 1882.

[3]) Sorauer, Beitrag zur Kenntnis der Zweige unserer Obstbäume. Forschungen auf dem Gebiete d. Agrik.-Physik III, H. 2.

[4]) Über die Einwirkung der Bodenbehandlung, die Folgen „treibender" Dünger vgl. auch Umhauer, Der Einfluß des Frühfrostes 1919 auf unsere Obstbäume. Ztschr. f. Obst-, Wein- u. Gartenbau **XLVI**, 1920, 146ff.

[5]) Vgl. Ebermayers Physiol. Chemie d. Pflanzen I, 1882, 19, 25.

Asche. Der Wassergehalt des Holzes nimmt im allgemeinen ab, wenn der Kohlenstoffgehalt zunimmt.

Diese Untersuchungen beziehen sich auf gleichartige Holztriebe. Der Charakter der einzelnen Sprosse eines Baumes ist aber sehr verschieden, je nachdem es ein Holzzweig oder Fruchtzweig und je nachdem es bei unseren Obstbäumen ein Wildstamm oder eine hochwertige Kultursorte ist. Sorauer fand durch Messung unter dem Mikroskop, daß bei den Kulturvarietäten der Holzring einen kleineren Teil des Dickendurchmessers eines Zweiges bildet als bei den Wildlingen. Während bei den einjährigen Holzzweigen unserer Obstbäume sich das Verhältnis der Dicke des Holzringes zum Markkörper etwa ebenso stellt wie das des Rindenkörpers, wird bei den Fruchttrieben die Rinde etwa doppelt so dick.

Im allgemeinen wird die „Reife" eines vegetativen Körpers, Zweiges, einer Knolle, Knospe usw. dann erreicht sein, wenn dieser seine Reservestoffe sowie überhaupt das mobile plastische Material in möglichst hoher Menge als Stärke, Öl usw. gespeichert besitzt und sich damit in einem Zustande größtmöglicher Ruhe befindet.

E. Hiltner beobachtete an Stöcken von *Vitis vinifera*, die an der Südseite eines Hauses in München stehen, daß diejenigen davon, die alljährlich zurückgeschnitten wurden, viel frostempfindlicher waren als jene, die stets ungehemmt ihre Triebe und großen Blattmassen entfalten konnten, schließlich über 8 m hoch wurden und selbst den kalten Winter 1928/29 ungeschützt an der freien Wand mit verhältnismäßig geringen Frostschäden überstanden (vgl. S. 352—353).

Nach Schmitthenner[1]) ist das Größenverhältnis des Markes zum Holze der Rebe für den Reifegrad kennzeichnend. Der Holzkörper ist die eigentliche Vorratskammer für die überwinternden Triebe, je reicher seine Markstrahlen und Libriformfasern mit Stärke gefüllt sind, desto reifer ist das Holz. Ebenso kennzeichnend wie der Stärkegehalt des Holzes ist die Peridermbildung. Wo kein Periderm vorhanden ist, findet sich keine Stärke und umgekehrt. Einseitig gereifte Triebe, die nur auf der ausgereiften Seite ein Periderm besitzen, haben auch nur auf dieser Seite Stärke im Holzkörper.

Als äußeres Merkmal der nicht ausgereiften und der ausgereiften Rebe gibt Bernatzky[2]) den Zustand der sekundären Rinde an; ist diese in allen ihren Teilen ausgebildet, dann kann das Reis oder der Zweig als völlig ausgereift betrachtet werden.

Anschließend sei hier kurz auf die Arbeiten von Gäumann[3]) über den Einfluß der Fällungszeit auf die Eigenschaften des Fichten- und Tannenholzes hingewiesen. Durch eingehende Infektionsversuche, die mit chemischen Analysen des Holzes verbunden waren, konnte Gäumann bestätigen, daß der alten Volksregel, nach der um Weihnachten gefälltes Holz besonders dauerhaft

---

1) Schmitthenner, F., Untersuchungen über das Reifen des Rebenholzes. Landw. Jahrb. 1909, 629.

2) Bernatzky, J., Die Kriterien der reifen und unreifen Rebe. Zeitschr. v. Pflanzenkrankh. **XVI**, 1916, 37—44, mit 4 Abb.

3) Gäumann, E., Beiheft zu den Zeitschriften des Schweizer. Forstvereins Nr. 6, Bern 1930; Ber. d. Dsch. Bot. Ges. **XLV**, 1927. 591; Flora, 23. Bd., 1928, 344; Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 1930, **XLVIII**, H. 5, 156

sei, ein wahrer Kern insofern zugrunde liegt, als der November und der Dezember bezüglich der inneren Pilzwiderstandsfähigkeit des Holzes die günstigsten und der Mai und der Juni die ungünstigsten Fällungsmonate darstellen.

Kohlensäuregehalt der Luft

Da die wichtigste Funktion des Lichtes, die Ermöglichung der Assimilation, auch vom Kohlensäuregehalt der Luft abhängig ist, sei letzterer hier kurz behandelt. Lundegardh hat bei der Sonnenpflanze *Nasturtium palustre* durch Steigern der Lichtintensität um das Dreifache, von $\frac{1}{10}$ auf $\frac{1}{3}$, eine Steigerung der Assimilationsstärke von 2,4 auf 5,0, also auf das Doppelte erreicht. Eine Erhöhung auf das Dreifache der normalen Kohlensäurekonzentration (= 0,03 %) rief dagegen bei konstantem Licht von 1 : 4,8 auch eine Verdreifachung der Assimilationsintensität hervor (vgl. S. 370). Die Assimilationskurve der Schattenpflanzen erfährt bei normalem Kohlensäuregehalt der Luft schon von einer mittleren Lichtstärke von etwa $\frac{1}{10}$ an keine Steigerung mehr. Erhöhung der Kohlensäurekonzentration führt aber auch hier eine etwa proportionelle Assimilationserhöhung herbei.[1]) Eine Erhöhung des Kohlensäuregehaltes der Luft verhindert nach E. Hiltner beim Hafer das Auftreten der Dörrfleckenkrankheit, ebenso wirkt eine Zufuhr von Mangan, das mittelbar die Assimilationskraft der Blätter erhöht.[2]) Der Kohlensäuregehalt der den Lebensraum der Pflanze umgebenden Luft ist ein wichtiger Faktor des Klimas der bodennahen Luft-

Dörrfleckenkrank Gesund

Die Haferpflanzen beider Gefäße entwickelten sich unter gleichen Licht-, Nährstoff- und Feuchtigkeitsbedingungen und wurzelten in demselben, die Haferdörrfleckenkrankheit begünstigenden Boden. Der Kohlensäuregehalt der Luft jenes der beiden glasumwandeten Räume, in dem das rechte Gefäß stand, wurde aber durch tägliches Einleiten von CO_2 künstlich vermehrt.

Abb. 57. Nach E. Hiltner.

[1]) Lundegardh, Klima und Boden, Jena 1925

[2]) Hiltner, E., Die Dörrfleckenkrankheit des Hafers und ihre Heilung durch Mangan. Das Kohlensäure-Mineralstoffgesetz. Ein Beitrag zur Physiologie nichtparasitärer Pflanzenkrankheiten. Landw. Jahrb. 1924, 754.

schicht: Im Walde bietet die von oben nach unten zunehmende Kohlensäurekonzentration bis zu einem gewissen Grade einen Ausgleich für die in derselben Richtung abnehmenden Lichtmengen. In der unteren Vegetationszone werden Werte gefunden, die den normalen Kohlensäurefaktor um 154 % (etwa 0,080 Volumprozent), in Brusthöhe solche, die ihn um 47—70 % überschreiten. In Höhe der Baumkronen dürfte er häufig unter dem Standardwert (0,025—0,030 %) liegen, doch werden hier stärkere Luftbewegungen ebenso wie im Feld schneller ausgleichend wirken. In ungedüngten Feldern von Getreide, Rüben und dergleichen kann nach Lundegardh das Defizit des Kohlensäurefaktors bis 41,7 % betragen, während nach Düngung mit Stallmist, mit Kunstdünger und besonders mit Kunstdünger + Stallmist durch Erhöhung der Bodenatmung der Kohlensäurefaktor oft bis zu 20 % über dem normalen liegt. Schwankende Werte wurden in natürlichen Wiesen gefunden, positive besonders über humusreichen feuchten Wiesenböden. Reinau[1]) bringt verschiedene Angaben, nach denen Pflanzen, die sich infolge künstlicher Begasung in einer kohlensäurereichen Luft entwickeln, nicht nur größer und kräftiger wurden, sondern auch widerstandsfähiger gegen Pilzbefall waren als nicht begaste Pflanzen. Im Werke von Reinau finden sich auch zahlreiche Untersuchungsergebnisse über den Kohlensäuregehalt der Luft zu verschiedener Tageszeit, in verschiedener Höhe, in verschiedenen Pflanzenbeständen und dergleichen. Hingewiesen sei an dieser Stelle auch auf das Werk von F. Bornemann, „Kohlensäure und Pflanzenwachstum“[2]) und auf die zum Teil grundlegenden Veröffentlichungen von Hugo Fischer (vgl. S. 330).[3])

Kosmische Einflüsse, Mondphasen und Sonnenfleckenperioden

Aus den vorchristlichen Kulturkreisen, besonders jenen Vorderasiens und des Mittelmeeres haben sich, heute noch manchmal in bäuerlichen Volksregeln bewahrt, Anschauungen erhalten, nach denen der Zeitpunkt der Saat je nach Pflanzenart nur bei bestimmten Mondphasen vorgenommen werden dürfe. Andernfalls würden die Pflanzen schwach bleiben, sich ungenügend entwickeln und besonders häufig von Krankheiten heimgesucht werden. Neuerdings finden diese Anschauungen in bestimmten Kreisen wieder zunehmende Beachtung, und in den Schriften der anthroposophischen Bewegung[4]) sind Berichte über Versuche enthalten, die die Richtigkeit des Mondeinflusses, aber auch solche anderer kosmischer Einwirkungen beweisen sollen. Es ist hier nicht die Stelle, die Beweiskraft dieser Versuche zu erörtern, und dies um so weniger, als sich natürlich gerade bei der Erforschung dieser Fragen einer alle möglichen Fehlerquellen ausschaltenden Versuchsdurchführung die größten Schwierigkeiten entgegenstellen.

Nach den Erkenntnissen der modernen Physik erscheint die Möglichkeit derartiger kosmischer Einflüsse auf die Pflanzen aber nicht ausgeschlossen, und

[1]) Reinau, E., Praktische Kohlensäuredüngung in Gärtnerei und Landwirtschaft. Berlin, Springer 1927.

[2]) Berlin 1920.

[3]) Fischer, H., Pflanzenernährung mittels Kohlensäure. Gartenflora 1912, H. 14; ferner: Ill. landw. Ztg. 64, 1913; Mitt. d. D. L. G. 1913, 443 und Gartenflora 1914, 125.

[4]) Monatsschrift Demeter und andere.

es werden sich auch Wege finden lassen, gegebenenfalls solche Einflüsse dem experimentellen Nachweis zugänglich zu machen. Auf jeden Fall wäre eine grundsätzliche Ablehnung ebenso falsch wie eine kritiklose Hinnahme schwer beweisbarer Behauptungen, denn nach einem Satze Kants „soll man nicht alles glauben, was die Leute sagen, man muß aber auch nicht glauben, daß sie es ohne Grund sagen".

Die feststehende Abhängigkeit des Zeitpunktes der Brutschwärme des Palolowurms in der Südsee von bestimmten Mondphasen zeigt auf jeden Fall, daß sich in der Tierwelt derartige Einflüsse geltend machen können. Als eigentliche Ursache nehmen dabei Sv. Arrhenius und Eckholm[1]) mondbeeinflußte Änderungen der Luftelektrizität an.

Für die Pflanzenwelt fehlen derartige genaue Feststellungen. Ph. v. Lützelburg berichtete an Sueßengut[2]), daß die Eingeborenen Ostbrasiliens großen Wert auf die Zeit legen, zu der Bau- und Nutzholz geschlagen wird. So sollen die Stämme der Bambuseen nicht haltbar sein, wenn sie zur Zeit des Vollmondes gefällt werden. Deutsche Einwanderer lachten über das Märchen, seien aber ebenso wie die Unternehmer eines belgischen Sägewerks am Rio Doce bald bekehrt worden. Besonders im letzteren Fall mögen aber auch wirtschaftliche Vorteile mitgewirkt haben, da im Lande die Verkaufbarkeit des Holzes herabgesetzt wird, wenn es nicht als Zeichen des Fällungstermins und der Haltbarkeit den entsprechenden „Mondstempel" aufweist. Nach Smith[3]) und nach Stebbing[4]) ist auch in Indien, Ceylon, Kolumbien und Südamerika die Ansicht weitverbreitet, daß die Qualität des Holzes von der Mondphase abhängig sei. Die einheimischen Forstleute behaupten in Ostindien, bei Vollmond enthalte das Holz viel Saft, bei Neumond wenig; bei hohem Saftgehalt aber werde das Holz später das Opfer gewisser Borkäfer. Versuche der Forstverwaltung in Südindien führten zu keinem klaren und beweisenden Ergebnis. Die geäußerte Vermutung, daß der Mond dadurch das Wachstum und den Wassergehalt der Pflanzen beeinflussen könne, daß er entsprechend der Ebbe und Flut, namentlich der Spring- und Nippfluten, den Spiegel des Grundwassers beeinflusse, erscheint möglich. Schon im 1. Buch des „Tetrabiblos", einer Schrift, die Ptolemäus zugeschrieben wird, heißt es: „Pflanzen, im ganzen oder in bestimmten Teilen, schwellen an, wenn der Mond zunimmt, wachsen und nehmen mit ihm ab, erfeuchten und trocknen nach seinem Lauf." Plinius[5]) führt an, daß bei Neumond gefälltes Eichenholz am haltbarsten sei.

Auch über die Beeinflussung des Pflanzenwachstums durch die Sonnenfleckenperioden liegen einige Arbeiten vor. Der amerikanische Astronom Dou-

---

[1]) Vgl. Arrhenius, Sv., Die Einwirkung kosmischer Einflüsse auf physiologische Verhältnisse. Skandinav. Arch. f. Physiologie **8**, 1898, 367—416.

[2]) Vgl. Sueßengut, K., Tropische Bäume, Bambuseen und Mondwechsel. Mitt. d. Dtsch. Dendrol. Ges. Jahrb. Nr. 42, 1930, 97, mit versch. Lit.-Ang.

[3]) Smith, A. S., The effect of the moon phases on the period of felling bamboos. Ann. of the Royal botan. Gardens Peradeniya, Ceylon X, 1907.

[4]) Stebbing, E. P., The effect of the moon phases on the period of felling bamboos. Indian Forester 1906.

[5]) Hist. nat. Kap. 74.

glas maß die Jahresringe von 2664 Nadelholzstämmen und gibt an, einen Rhythmus des Dickenwachstums gefunden zu haben, der der halben, ganzen, doppelten, dreifachen und neunfachen Sonnenfleckenperiode entspricht.[1]) Aarne Boman[2]) kam bei der Vermessung finnischer Kiefern und Fichten zu ähnlichen Ergebnissen. Auch der Astronom Ph. Fauth[3]) hat im Jahre 1927 die Stammquerschnitte von dreizehn, zum Teil über hundertjährigen Fichten und Lärchen bei Kitzbühel genau vermessen und eine Wellenbewegung der Jahresringdicken gefunden, die mit den Sonnenfleckenperioden verhältnismäßig gut übereinstimmt. Derselbe Forscher[4]) hat auf Grund der Bearbeitung statistischen Materials das Vorhandensein einer Beziehung zwischen den Perioden der Sonnenfleckenmaxima und -minima und der Zeit der Traubenreife (Einherbsten) und, wenn auch weniger deutlich, der Güte des Weins wahrscheinlich gemacht. Die geernteten Mengen hingegen zeigten keine erkennbare Beziehung.

Nach all dem scheint die Pflanze auf äußere, von Menschen kaum merkbare Einflüsse empfindlich zu reagieren. Wenn Zusammenhänge zwischen Erscheinungen des Pflanzenwachstums und kosmischen Vorgängen so im Dunkel liegen, so ist dies um so verständlicher, als man ja auch die unmittelbar wirksamen meteorologischen Folgen kosmischen Geschehens kaum kennt.

Temperaturbedingungen

Klimatologische Hinweise

Obwohl die Sonnenstrahlung nicht nur die Quelle des Lichts sondern auch jene der Wärme ist, so laufen doch Temperaturklima und Lichtklima der verschiedenen Gegenden der Erde keineswegs immer parallel. Wenn letzteres auch durch den Grad der örtlichen Bewölkungshäufigkeit beeinflußt wird, so verschiebt es sich doch im großen und ganzen regelmäßig mit den geographischen Breiten. Das Temperaturklima hingegen kann größere Abweichungen davon aufweisen. Meer und Festland, und bei letzterem wieder die nach Farbe, Zusammensetzung und physikalischer Beschaffenheit, nach Wassergehalt und nach Vegetationsdecke des Bodens verschiedenartigen Flächen speichern in verschiedenem Maße Wärme und strahlen diese auch je nach ihrer spezifischen Wärmeleitfähigkeit und anderen physikalischen Eigenschaften in verschiedenem Maße wieder zurück in die überliegende Luft. Die Luftbewegungen können als Wind die Temperaturverhältnisse in charakteristischer Weise beeinflussen, und auch durch die Meeresströmungen werden letztere weitgehend verschoben. Dank des warmen Golfstromes ist z. B. das Klima Skandinaviens viel wärmer als das entsprechender Breiten der großen Kontinente oder Grönlands.

In den großen Binnenländern wirkt sich die starke Einstrahlung der Sonne wie auch die nächtliche Ausstrahlung in großen Temperaturgegensätzen zwischen

---

[1]) Nach Sueßengut, K., Mitt d. Dtsch. Dendrol. Ges. 1930, 104.

[2]) Boman, Aarne, Acta forestalia fennica Bd. 32, 1927.

[3]) Fauth, Ph., Zur kosmischen Abhängigkeit der Baumentwicklung. Zeitschr. Pfälz. Museum; Pfälzische Heimatkunde 1929, H. 1, 3.

[4]) Fauth, Ph., Zur kosmischen Abhängigkeit der Traubenreife, Zeitschr. Pfälz. Museum, Pfälzische Heimatkunde 1929, 9.

heißen Sommern und kalten Wintern und zwischen Tag und Nacht aus (Kontinentalklima). Diese Gegensätze werden in meeresnahen Gebieten, besonders durch Meere mit warmen Strömungen, in hohem Maße ausgeglichen. Milde Winter und verhältnismäßig kühle Sommer kennzeichnen das Seeklima. Das maritime Klima unterscheidet sich vom Landklima aber auch durch höhere und über das Jahr gleichmäßiger verteilte Niederschlagsmengen, größere Luftfeuchtigkeit, größere Windgeschwindigkeiten und seltenere Windstillen.[1]) Der Umstand, daß der Unterschied zwischen kontinentalem und maritimen Klima nicht durch die Verschiedenheit der Temperatur sondern auch durch jene der Niederschlagsverhältnisse, der Bewölkungshäufigkeit und der Luftfeuchtigkeit charakterisiert ist, bedingt, daß in diesem Fall die verschiedenen Klimaelemente auch in ihrer Wirkung auf die Pflanzen besonders schwer zu trennen sind. Unvermischter prägt sich die Abhängigkeit des Pflanzenlebens von der Temperatur in den Erscheinungen aus, welche die Vegetation mit der Abnahme zeigt, die die Wärme mit zunehmender Höhe des Standorts über dem Meere oder mit Zunahme der geographischen Breite erfährt.

Man hat nun in der verschiedensten Weise versucht, das Vorkommen und Gedeihen der einzelnen Pflanzenarten mit den Temperaturverhältnissen ihres Verbreitungsgebietes in Beziehung zu setzen.

Thermische Pflanzengrenzen, Wärmesummen, Phänologie

Im großen tritt diese Beziehung ohne weiteres in Erscheinung, und etwa im äquatorialen Regenwald, dem kalttemperierten Laubwald und im subarktischen Nadelwald prägen sich Zonen aus, die, wenigstens im wesentlichen, temperaturbedingt sind. Aber auch innerhalb der Übergänge, innerhalb beschränkter Gebiete, wie etwa in Mitteleuropa, stimmen die Grenzen der Verbreitungsgebiete mancher Pflanzenarten mit dem Verlauf der Isothermen kältester oder wärmster Monate, dem Verlauf der Linien bestimmter Jahresminima oder jenen bestimmter Jahresschwankungen der Temperatur verhältnismäßig gut überein. So grenzt nach Werth[2]) z. B. die Linie der mittleren Jahresschwankung von 18° auffallend gut das Verbreitungsgebiet von *Ilex aquifolium*, der Stechpalme, gegen Gebiete ab, in denen sich die Einwirkungen eines Binnenlandklimas in größeren Temperaturschwankungen andeuten. Es muß aber dahingestellt bleiben, ob hier nur die Temperaturverhältnisse oder auch andere dem Kontinentalklima eigene, den Temperaturschwankungen dieser Linie parallellaufende Klimaerscheinungen der Ausbreitung dieser atlantischen Pflanzenart entgegenstehen. Ein schönes Beispiel bietet auch die Olive, deren Verbreitungsgebiet nach Norden ziemlich genau durch die 20° C Juli-Isotherme gegen sommerkältere Gegenden, durch die 4° C Januar-Isotherme aber gegen den winterkälteren kontinentalen Osten begrenzt ist. Nur innerhalb dieser beiden Isothermen herrscht mediterranes Klima; Köppen bezeichnet daher das Mittelmeerklima mit Recht auch als Oliven-

[1]) Vgl. Köppen, W., Die Klimate der Erde. Berlin u. Leipzig 1923.

[2]) Werth, E., Klima und Vegetationsgliederung in Deutschland. Mitt. d. Biol. Reichsanst. f. Land- u. Forstwirtsch. H. 33, 1927.

klima.[1]) Nach Fr. Enquist[2]) sind die thermischen Konstanten von Pflanzengrenzen dadurch bedingt, daß an einer bestimmten Anzahl von Tagen gewisse Minimaltemperaturen überschritten werden. Diese beiden Bedingungen (Wärmebedarf) begrenzen die Art gegen kältere Gebiete. Anderseits dürfe aber auch eine feststehende Zahl von Tagen mit einer bestimmten Maximal- und eine solche mit einer bestimmten Minimaltemperatur nicht überschritten werden (Kältebedarf!). Hierdurch wird die Art gegen wärmere Gebiete begrenzt. So stellen nach Enquist weniger als 345 Tage mit Maxima über 0° C die Kältegrenze der Stechpalme, ein Weniger als 217 Tage mit Maxima über 7° die Kältegrenze der Buche dar; wo an mehr als 275 Tagen die Temperatur nie unter 0° sinkt, findet die Föhre ihre Wärmegrenze. Sollten sich die Enquistschen Forschungen bestätigen, so würden sie zweifellos einen Fortschritt gegenüber der Methode bedeuten, die lediglich die Übereinstimmung der Areale bestimmter Pflanzen mit der Größe kartenmäßig darstellbarer meteorologischer Elemente, wie Linien gleicher Monatsmittel der Temperatur, feststellt, wobei nicht immer der Vertiefung physiologischen Verstehens gedient ist. Ganz besonders würden sie aber einen Fortschritt gegenüber der Lehre von den Wärmesummen bedeuten. Diese besagt etwa, daß bestimmte Pflanzen nur dort gedeihen oder bestimmte phänologische Erscheinungen, wie Blattentfaltung, Blühen, Fruchten und dgl. dann eintreten, wenn die über 0° liegenden Temperaturen einer Reihe vorhergehender Tage eine gewisse Summe von Wärmegraden aufweisen. So zählte Fritsch vom 1. Januar an die täglichen positiven Mitteltemperaturen im Schatten, Hofmann[3]) die täglichen Maxima eines der Sonne ausgesetzten Thermometers zusammen. Auch die Temperatursummen für die eigentliche Vegetationszeit, die zwischen Beginn und Ende der warmen Jahreszeit liegt, d. h. im allgemeinen jener, in der die Mitteltemperaturen im Schatten über 10° liegen, wurden berechnet und so z. B. für die nördliche Grenze des Apfelbaums in Finnland etwa 1800—1900° C, im sächsischen Elbetal dagegen 2600° C gefunden. Für das gute Gedeihen und das Reifen des Weines sollen nach De Candolle 2900° C, nach anderen Angaben 2500° C (Temp. über 10°) notwendig sein. Die Lehre der Wärmesummen gilt heute als überwunden, wenn damit auch nicht gesagt sein soll, daß den im Laufe vieler Jahre, insbesondere am Ende des vergangenen Jahrhunderts für viele Pflanzenarten errechneten Wärmesummen nicht ein gewisser Wert für ganz allgemeine Vergleiche zukommen kann. Da in diesem Sinne selbst in allerletzter Zeit erschienene Werke Wärmesummen anführen, sei betont, daß bei deren Verwendung die kritische Berücksichtigung ihrer Mängel notwendig ist. Einer ihrer Hauptmängel ist darin gegeben, daß sie meist auf Grund der Lufttemperaturen im Schatten berechnet sind, wie sie die Meteorologie, meist

[1]) Vgl. Rübel, E., Pflanzengesellschaften der Erde. Bern u. Berlin 1930, 77 Abb.

[2]) Enquist, Fr., Sambandet mellan klimat och växtgränser. Geol. Förh. 46, 1924, 202ff.

[3]) Vgl. Hiltner, E., Die Phänologie und ihre Bedeutung. Freising, Datterer 1926, mit Literaturverz.; weitere Literatur über Phänologie: Phänologische Mitt. herausgeg. von Ihne, E., Darmstadt, erscheinen jährlich als Arb. d. Landwirtschaftskammer für Hessen; Jahreshefte des Phänol. Reichsdienstes, erscheinen als Mitt. der Biolog. Reichsanst. f. Land- u. Forstwirtsch., Berlin; Acta Phaenologica. Internat. Vierteljahrzeitschr. 's-Gravenhage-(Holland), Verlag M. Nijhoff, erscheinen seit 1931.

in 1,5—2 m Höhe über dem Boden, feststellt. Diese Temperaturen können aber nur andeuten, jedoch keineswegs einen genauen Maßstab über die der Pflanze zur Verfügung stehenden Wärmemengen geben, da auf diese Weise die direkte Strahlungswärme der Sonne unberücksichtigt bleibt. Die Tatsache, daß in den obersten Rebenlagen der Schweiz im Wallis, und zwar bei Visperterminen im Eifischtal die Trauben bei einer Temperatursumme von 1216° C reifen[1]), also bei weniger als der Hälfte der sonst für Wein als notwendig angegebenen (2500 bis 2900° C), zeigt, daß in diesen Lagen die direkte Wärmestrahlung des intensiven Lichts für die Pflanze einen Ausgleich schafft für niedrige Lufttemperaturen. Dieses Beispiel läßt die Bedeutung erkennen, die der direkten Sonnenstrahlung für den Wärmehaushalt der Pflanzen (und des Bodens) zukommt, eine Bedeutung, die sowohl mit zunehmender Höhe wie auch mit dem Steilerwerden des Einfallwinkels des Lichtes immer klarer zutage tritt. In der Höhe ist der Sonnenhang dem Schattenhang in bezug auf Erwärmung weit mehr überlegen als in der Ebene. Im Ortlergebiet steigt die Getreidegrenze dauernd bewohnter Siedlungen auf den Nord- und Nordwestseiten bis zu 1150 m, im Osten bis 1230 m, im Südosten bis zu 1500—1550 m, im Süden bis zu 1600 m und im Südwesten bis zu 1650 m an. „Ein klassisches Beispiel", so schreibt Schröter[2]), ist das Findelental im Wallis, ein rechtes Seitental des Zermattertales, bei Zermatt in letzteres ausmündend und genau von Ost nach West verlaufend. An der sonnigen Südhalde geht hier der Roggen bis 2100 m, daneben deckt die Walliser „Alpensteppe" den verbrannten, dürren Boden; feinblätterige Steppengräser bilden den lückenhaften Rasen, und südliche Unkräuter folgen dem Getreide. Und drüben, auf der gegenüberliegenden Nordhalde, beschattet düsterer sibirischer Arvenwald den Boden, und die Lichtungen sind bedeckt von einer arktisch-alpinen Zwergstrauchtundra. Also auf Kilometerweite ein Gegensatz in der Vegetation, der 30—40 Breitengraden gleichkommt." Steppe und Tundra, sonnendurchglühtes Trockengebiet und Land, in dem das Eis des durchfrorenen Bodens kaum für Wochen auftaut, welche Weiten umfaßt dieser Vergleich! Nach den umfangreichen Erhebungen De Candolles liegen im Mittel die Vegetationsgrenzen derselben Pflanzenart an Nordseiten 200—300 m tiefer als an Südhängen. Wenn der Roggen in Höhen von 2100 m oder gar von 2300 m bei St. Veran am Monte Viso in den Cottischen Alpen noch gedeiht, so deshalb, weil dort oben sein Entwicklungsgang und seine Ausreifungsdauer (Abstand Blüte bis Reife) wesentlich beschleunigt wird. Was die Ausreifungsdauer anlangt, so verkürzt sich diese mit zunehmender Kontinentalität des Klimacharakters, wobei nach Knörzer[3]), Werth[4]) und E. Hiltner[5]) die Hauptursache dieser Beschleunigung

[1]) Schröter, C., Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich, 2. Aufl. 1904, 12.

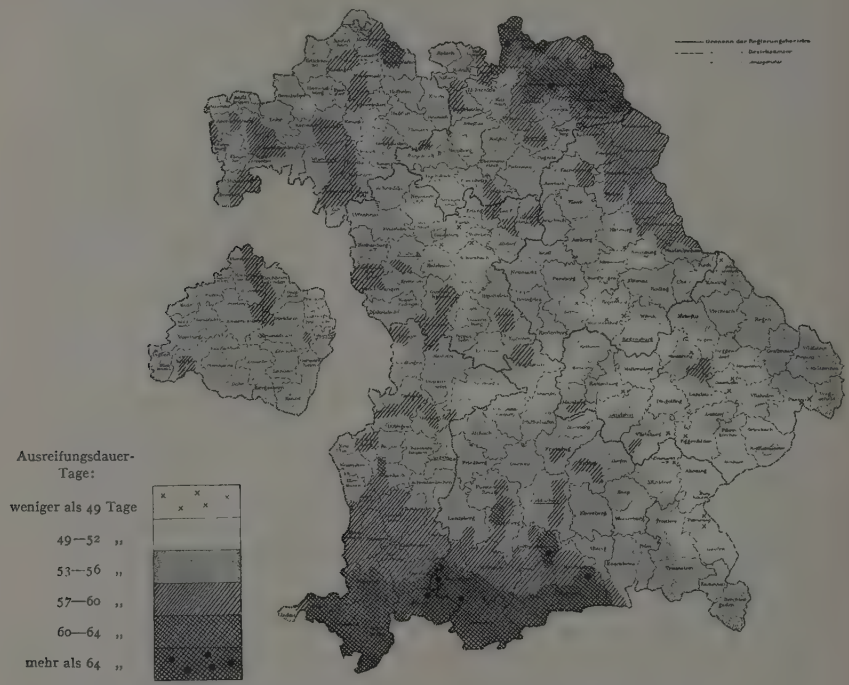
[2]) Schröter, C., Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich, 2. Aufl. 1904, 17.

[3]) Knörzer, A., Beziehungen zwischen der Reifedauer des Winterroggens und den Temperaturhöchstwerten. Landw. Jahrb. f. Bayern 1916, 263.

[4]) Werth, E., u. Mansfeld, K. u. R., Untersuchungen über den Einfluß der Witterung auf die Phänologie von Apfelbaum und Winterroggen. Jahresheft für 1922 des phänol. Reichsdienstes in: Mitt. d. Biol. Reichsanst. f. Land- und Forstwirtsch. H. 25, Dez. 1924, 191.

[5]) Hiltner, E., Die Phänologie und ihre Bedeutung. Freising, Datterer 1926; ders. Alpenklima, Alpensommer und Pflanzenleben. Jahrb. d. Ver. z. Schutze der Alpenpflanzen 2, 1930.

in den hohen mittäglichen Temperaturmaxima, die sich ebenso wie die großen täglichen Temperaturschwankungen auch in der Lufttemperatur im Schatten ausprägen, zu suchen ist. Werth macht auf die reifebeschleunigende Mitwirkung der Lufttrockenheit aufmerksam.



Ausreifungsdauer des Winterroggens in Bayern im Mittel der Jahre 1917—1923.

Die Karte zeigt, daß der Winterroggen im kontinental beeinflußten Klimagebiet des südöstlichen Bayerns (Flußgebiet der Donau) schneller ausreift als in den westlichen Gebieten (Unterfranken, Rheinpfalz) mit mehr ozeanischem Klimacharakter.

Abb. 58. Nach E. Hiltner.

Im Gebirge werden mit zunehmender Höhe die täglichen und jährlichen Temperaturschwankungen der Luft geringer, so daß vom meteorologischen Standpunkt aus das Hochgebirgsklima häufig als dem maritimen ähnlich bezeichnet wird. Die hohe Strahlungswärme des direkten Sonnenlichts wirkt sich aber in hohen Erwärmungen der Pflanzen und des Bodens aus, denen starke nächtliche Abkühlungen gegenüberstehen, so daß der Temperaturgang der Pflanze selbst großen Temperaturextremen ausgesetzt ist. Dementsprechend ähnelt ihr physiologisches Verhalten dem von Pflanzen im Binnenland und nicht jenem von Pflanzen im maritimen Klimagebiet. Gerade dieses Beispiel zeigt, daß Meteorologie und Pflanzenphysiologie auf Grund ihrer Fest-

stellungen zu entgegengesetzten Anschauungen kommen können und daß die Messungen der Lufttemperatur im Schatten keineswegs immer als Unterlagen zur Beurteilung der Temperaturbedingungen der Pflanzen geeignet sind.[1])

Phänologie und phänologische Karten

Wie die Ausreifungsdauer des Getreides von den örtlichen und zeitlichen Temperatureigentümlichkeiten beeinflußt wird, so machen sich diese naturgemäß auch im Eintritt und Verlauf der sonstigen Vegetationsphasen geltend. Da aber auch die übrigen Klimaelemente mitbestimmend wirken, so spiegelt die Pflanze selbst in den Daten ihres Entwicklungsganges, dem Eintritt der Blattentfaltung, des Blühens, des Reifens, der beginnenden Blattverfärbung und des Blattfalls die Summe der Einwirkung aller Klimafaktoren wider. Im Verhalten der Pflanzen wirkt sich der Witterungsgang des Einzeljahres und im Mittel vieler Jahre der Klimacharakter einer Gegend aus. Phänologische Landkarten, das heißt solche Karten, in denen das vieljährige Mittel des Eintritts von Vegetationsphasen bestimmter Pflanzenarten zonenmäßig dargestellt ist, bilden daher die genauesten, man könnte sagen „physiologische" Klimakarten. Diese Karten zeigen klar, daß in den niederschlagsreichen gemäßigten Zonen die Temperatur der das Pflanzenleben beherrschende Klimafaktor ist im Gegensatz zu Trockengebieten in den Subtropen und Tropen, wo immer genügend viel Wärme zur Verfügung steht und daher dem Wasser die entscheidende Rolle zufällt. Ihne[2]) hat unter anderm den Einzug des Frühlings auf Grund des Blühbeginns einer Anzahl charakteristischer, verbreiteter Pflanzenarten kartenmäßig festgelegt und gefunden, daß der Eintritt des Frühlings sich mit Zunahme der geographischen Breite um 1° etwa um vier Tage verzögert. Dies stimmt damit überein, daß die Sonne im Frühjahr in etwa vier Tagen einen Breitengrad durchwandert. Vom Westen nach dem kontinentalen Osten beträgt die Verzögerung je Längengrad im Frühjahr ungefähr einen Tag. Im Sommer kann sich die Richtung aber sogar umkehren, was mit den strengen und langen Wintern, die das Erwachen der Frühlingsvegetation zunächst verzögern, aber auch heißen und beschleunigend wirkenden Sommern des Kontinentalklimas zusammenhängt. Die Verzögerung des Frühlings- und Frühsommeranfangs (Roggenblüte) beträgt auf 100 m Höhenzunahme 3—4 Tage, doch können diese Werte im einzelnen ganz wesentliche Abweichungen erfahren. Schmauß[3]) hat eine gute Übereinstimmung zwischen phänologischem Frühlingsbeginn und der Erreichung der 10° Isotherme festgestellt, und Sachse[4]) gibt für den Beginn der Apfelblüte den Zeitpunkt an, an dem die mittlere Tagestemperatur 11° erreicht. Zwischen 10 und 11° beginnt auch die Rebe ihre Knospen nach 25 jährigen Aufzeichnungen von Kövessi[5]) zu entfalten. Diese Temperaturen werden im Süden Frankreichs am 26.—27. März, im nördlichen französ-

[1]) Vgl. zu diesem Abschnitt auch die Ausführungen unter Licht und Strahlung S. 323 ff.
[2]) Ihne, E., Petermanns Geogr. Mitt. Maiheft 1905.
[3]) Schmauß, A., Das Wetter 1912, 88.
[4]) Zit. nach Drude, Deutschlands Pflanzengeographie. Stuttgart 1896.
[5]) Kövessi, M. F., Recherches biologiques sur l'aovêtement des sarments de vigne Lille 1901.

sischen Weinbaugebiet erst am 25.—28. April erreicht. Nimmt man als Maßstab für den Abschluß der Vegetationsperioden den ersten Frost, so fällt dieser im Süden Frankreichs im Mittel auf den 16. November, im Norden dagegen auf den 13.—15. Oktober. Mithin dauert die der Entwicklung und Ausreifung der Rebe im Süden Frankreichs zur Verfügung stehende Zeit volle zwei Monate länger als im Norden. Im Rheingau umfaßt die Vegetationsdauer der Rebe etwa die Zeit vom 20. April bis zum 25. Oktober. Mit diesen Beispielen ist darauf hingewiesen, wie das Erwachen der Vegetation und deren Gesamtdauer von der geographischen Lage einer Gegend abhängig ist. Beiden Umständen kann im Pflanzenbau große Bedeutung besonders dann zukommen, wenn es sich um den Anbau von Pflanzen handelt, deren Entwicklungsrhythmus infolge ihrer Herkunft aus anderen Klimagebieten nicht mit den klimatischen Gegebenheiten des Anbauortes zusammenstimmt (vgl. S. 389 Herkunft des Saatgutes und dgl.).

Physiologische Hinweise

Alle die genannten, auf der Sammlung mehr oder weniger statistischen Materials beruhenden Feststellungen über Zusammenhänge zwischen Klima-, besonders Temperaturverhältnissen und Pflanzenleben lassen sich für die Erklärung stoffwechselpathologischer Vorgänge nur dann als wertvolle allgemeine Unterlagen verwenden, wenn man das ganze physiologische Geschehen innerhalb der vielen Pflanzenarten auch in seiner Abhängigkeit von der Temperatur und den übrigen Umwelteinflüssen kennt.

Nun haben wir zwar dank vieler, oft unter Zuhilfenahme sinnreicher Apparate durchgeführter wissenschaftlichen Arbeiten, einen ziemlich weitgehenden Einblick in die physiologischen Vorgänge der Pflanze und wissen auch, welchen Einfluß die einzelnen Umwelteinflüsse im allgemeinen auf die Lebenstätigkeit der Pflanze je für sich ausüben. Aber unser Wissen ist größtenteils durch Versuche unter künstlichen Laboratoriumsbedingungen erarbeitet und ist noch weit entfernt, jenes feine Netz ineinandergreifender Wirkungen ganz durchschaut zu haben, unter denen die Pflanzen am natürlichen oder von Menschen beeinflußten Standort wachsen. Wir kennen die Grundgesetze, und wir haben eine allgemeine Pflanzenphysiologie. Noch recht lückenhaft sind aber unsere Kenntnisse über die besonderen physiologischen Eigentümlichkeiten der verschiedenen Pflanzenarten einschließlich der Kulturpflanzen. Unter Bedingungen, unter denen eine Art gut gedeiht, kann die andere schwerste Schädigungen zeigen — und doch werden vielleicht beide Arten auf Nachbarfeldern nebeneinander angebaut.

Von der Temperatur werden alle Funktionen der Pflanze, Wachstum, Atmung, Assimilation, Transpiration und der Verlauf ihres inneren Chemismus beeinflußt, wobei es sich um mittelbare und unmittelbare, um beherrschende oder nebenläufige Wirkungen handeln kann. So dürften die Temperaturwachstumskurven der Pflanzen, die in den einzelnen Entwicklungsstadien verschieden verlaufen, im wesentlichen die Resultante der Temperaturwirkung auf verschiedene Lebensvorgänge der Pflanze darstellen. Unmittelbar hingegen zeigt sich der Temperatureinfluß auf die Atmungs- und Assimilationsvorgänge. Die Atmungsintensität nimmt im allgemeinen mit steigender

Temperatur bis zu einem Maximum zu: nach dessen Überschreitung zeigt ein steiler Abfall der Kurve an, daß Temperaturen erreicht sind, denen die Blätter nur kurze Zeit widerstehen können. Lundegardh[1]) fand bei 40° eine Steigerung der Atmung von Kartoffelblättern, denen bei etwa 50° das Maximum folgt. Temperaturen von 40° halten Kartoffelblätter noch bis zu sechs Stunden aus, um dann pathologische Erscheinungen zu zeigen. Nach vier Stunden sind sie noch vollkommen frisch. Bei höherer Temperatur wird die Zeitspanne immer kürzer, während der die Blätter unbeschädigt bleiben, und Temperaturen von 50° und mehr erliegen die Blätter schon nach wenigen Minuten, ja Sekunden (vgl. Abschnitt Hitze). Da nun die Atmung mit ihrer Verbrennung von Zucker und Fett einen dauernden Verlust an organischer Substanz darstellt, ist die ihre Intensität bestimmende Höhe der Temperatur für den Stoffhaushalt der Pflanze von um so größerer Bedeutung, als die Erzeugung von Kohlehydraten, die Assimilation, bezüglich ihrer Temperaturbedingungen nicht mit jenen der Atmung gleichläuft und überdies während der Nacht im Gegensatz zu letzterer aussetzt.

Der Verlauf der Temperaturkurve der Assimilation wird in hohem Maß durch die Lichtmenge (S. 329) und die Kohlensäurekonzentration der Luft (S. 359), besonders hinsichtlich der erreichbaren Höchstwerte, beeinflußt. Bis zu letzteren steigt sie mit zunehmender Wärme an, wobei ihr Verlauf Zwischenerhebungen (mehrere Optima) zeigen kann, um dann schnell abzufallen. Wenn auch der Kurvenverlauf wohl im Prinzip bei den verschiedenen Pflanzen ein ähnlicher sein wird, so können doch die Optima bzw. Maxima der Assimilation je nach Pflanzenart bei ganz verschiedenen Temperaturen erreicht werden. Im allgemeinen dürften die Pflanzen auf die Temperaturverhältnisse ihres natürlichen Lebensraumes gut eingestimmt sein. Das Temperaturminimum, unter welchem die Photosynthese zum Stillstand kommt, liegt bei vielen Tropenpflanzen schon bei + 5°[2]), bei unseren einheimischen Pflanzen etwa bei 0°.[3]) Bei vielen Nadelhölzern wurde noch Assimilation bei sehr tiefen Temperaturen, so bei *Picea excelsa* bei — 35° und bei *Juniperus* bei — 40° festgestellt.[4]) Lundegardh hat bei $\frac{1}{4}$ Licht und 0,03 % Kohlensäuregehalt der Luft das Assimilationsmaximum der Kartoffel bei 20° C, ein niedrigeres Optimum bei 10° gefunden. Über 20° sinkt die Assimilation wieder ziemlich stark, nur bei erhöhtem Kohlensäuregehalt der Luft zeigt sich das Maximum erst bei 30°, ein Fall, der in der Natur praktisch nicht vorkommt. Steigen daher die Temperaturen über 20°, so würde bei der Kartoffel die Atmung steigen, die Assimilation aber sinken, während umgekehrt ein Abfallen der Temperatur bis auf 10° die Assimilation im Verhältnis zur Atmungsintensität begünstigen würde. Unterhalb 10° fällt auch die Assimilation rasch ab. Unter den Licht- und Temperaturverhältnissen, denen die Kartoffel und andere Pflanzen bei ihrem feldmäßigen Anbau in gemäßigten Breiten ausgesetzt ist, bleibt aber die Assimilation der Atmung immer mehr oder weniger

[1]) Lundegardh, H., Klima und Boden. Jena, Fischer 1925.
[2]) Ewart, Journ. of the Linnéan Soc. Bd. 31, 1896, 400.
[3]) Boussingoult, Agronomie, chimie agric. et physiol. Bd. 5, 1874, 816.
[4]) Jumelle, Compt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 112, 1462, 1891; Kostytschew, Pflanzenphysiologie Bd. I, 170ff. Berlin 1926.

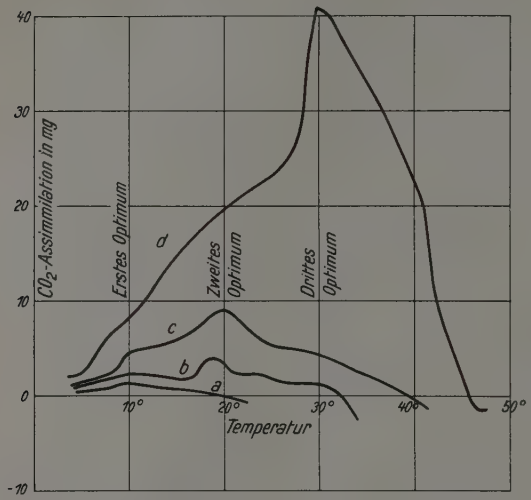


Abb. 59. Die Abhängigkeit der CO_2-Assimilation von Temperatur, Licht und CO_2-Konzentration bei Kartoffeln.

a = sehr schwaches Licht, sehr niedrige CO_2-Konzentration (theoretische Kurve); b = 1/25 Licht, 0,03 % CO_2; c = 1/1 Licht, 0,03 % CO_2; d = 1/1 Licht, 1,22 % CO_2.

Nach Lundegardh, Biochem. Zeitschr. 145. 1924 und „Klima und Boden", Jena, 1925. 104.

weit überlegen, sofern nicht andere, in ungünstiger Mineralstoffernährung, Wassermangel und dgl. liegende Ursachen eine Schwächung des Assimilationsapparates bedingen (vgl. S. 351).

Für den Kohlehydrathaushalt der Pflanze spielt auch die Temperatur der Nacht eine Rolle, da in kühlen Nächten (Kontinentalklima) viel weniger Zucker veratmet wird als in warmen. Bei den Sukkulenten wird bei niederen Temperaturen der Zucker nicht völlig zu CO_2 oxydiert, sondern organische Säuren entstehen als Zwischenprodukte. Bei höheren Temperaturen (Tag) wird der Zucker restlos verbrannt. Solange die Pflanze über Zucker verfügt, wird nur dieser veratmet, und die Eiweißbestandteile des Plasmas bleiben unberührt. Anders bei Zuckermangelpflanzen, bei denen die Atmung schließlich auf Kosten des Plasmaeiweißes erfolgt und eine Zersetzung des Plasmagerüstes die Folge ist, wie z. B. bei dunkelgehaltenen etiolierten Pflanzen.

Auch das Auftreten parasitärer Pflanzenkrankheiten wird naturgemäß von den Temperaturbedingungen weitgehend beeinflußt. Nach Dickson und Holbert[1]) verhalten sich Kulturpflanzen bei verschiedenen Temperaturen auch verschieden widerstandsfähig gegen bestimmte Krankheiten. So seien junge Weizenpflanzen bei 8° C widerstandsfähig, bei 10—12° C stark anfällig gegen *Giberella saubinetti*, junger Mais hingegen sei bei Temperaturen über 24° resistent, bei solchen unter 20° aber anfällig. Für die durch *Fusarium spec.* hervorgerufenen Welkekrankheiten liege die untere kritische Temperatur des Auftretens bei der Flachswelke bei 14° C, bei der Kohlwelke bei 15° C und bei der Welke der Tomate und der Baumwolle bei 20° C. Jede Kulturpflanzenart habe demnach für das Auftreten bestimmter Krankheiten ihr Temperaturoptimum, das oft durch entsprechende Saatzeit umgangen werden könne.

[1]) Dickson, J. G., u. Holbert, S. R., Die Beziehungen zwischen Temperatur und Entwicklung von Pflanzenkrankheiten. Am. naturalist **62**, Nr. 6, 1928.

Wärmemangel und Kälteeinflüsse

Rotfärbung und Ergrünungsmangel durch Kälte

Daß die mit einem hohen Gehalt an gelösten Kohlehydraten häufig verbundene Rotfärbung durch Anthozyan ein Charakteristikum zahlreicher alpiner und arktischer Pflanzen ist, wurde schon im Abschnitt „Licht" behandelt. Dort wurde auch erwähnt, daß viele Forscher dem Anthozyangehalt der Pflanzen eine Schutzwirkung gegen Kälte zuschreiben.[1]) Auffallend ist auf jeden Fall, daß gerade bei den Pflanzen der kältesten Gebiete, jenen des Hochgebirges und der Polarzonen, diese Art der Rotfärbung am häufigsten vorkommt.

Mac Millan[2]) spricht von „wärmenden Farben". Umbindet man von zwei Thermometern die Kugel des einen mit einem grünen, die des andern mit einem purpurfarbigen Blatt, so steigt unter letzterem nach kurzer Sonnenbestrahlung die Temperatur um 6—10° höher als unter dem grünen. Dafür, daß die Wärmeaufnahme roter Pflanzenteile auch ungünstige Folgen haben kann, bringt Whitten[3]) ein beweisendes Beispiel. Er beobachtete, daß purpurrote Pfirsichzweige in den auf sonnige Wintertage folgenden kalten Nächten empfindlich geschädigt wurden, grüne Zweige hingegen nicht. Die roten Zweige wurden durch die Sonnenstrahlen stärker erwärmt, die Knospen begannen zu wachsen und wurden geschädigt. Weißer Kalkanstrich verhinderte die starke Erwärmung und damit die Schädigung.

Rotfärbungen können aber auch als pathologische Erscheinungen infolge einer Kältewirkung auftreten. So zeigen sich häufig im Frühjahr bei Getreide, besonders bei Gerste und Hafer, gelblich-rötliche, rote oder violette bis bläuliche Verfärbungen der Blätter und zum Teil auch der Halmbasis nach kalten Nächten, wobei die Temperaturen keineswegs unter 0° zu fallen brauchen. Diese Erscheinung wurde Anfang Mai 1926 in den verschiedensten Gegenden Deutschlands, besonders in Bayern überaus häufig beobachtet, und zwar meist schon vor der eigentlichen Frostnacht vom 9. auf 10. Mai nach kalten Nächten Ende April. Gerade in diesem Jahre waren schöne, warme und sonnenreiche Tage vorausgegangen, und der Kälterückschlag traf Pflanzen, die in ihrer Entwicklung im Durchschnitt drei Wochen weiter fortgeschritten waren als in anderen Jahren. Die Pflanzen erlitten keine Frostschäden, sondern nach E. Hiltner[4]) einen Kälteschaden oder Kälteschock, der zu einer auffallenden Bildung von Anthozyan führte, wodurch sich eine starke Anreicherung der Blätter mit Zucker äußerlich verriet. In der Folge überwinden die Pflanzen nach einer Periode der Wachstumsstockung die Schädigung, bringen aber etwas gesenkte Er-

---

[1]) Vgl. auch Stahl, Bunte Laubblätter. Ann. Jard. Bot. Buit. 1896; Haberlandt, Wille, Kny, dann Wulf, Bot. Beobachtungen aus Spitzbergen. Lund 1902; Miyoshi, Über die Herbst- und Trockenröte der Laubblätter. Journ. Coll. sc. Tokyo **XXVII**, 1909; Kerner, Pflanzenleben; Gertz, O., Studier öfver Anthocyanen. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. **XXVIa**, 480; Küster, E., Pathol. Pflanzenanatomie 57ff.

[2]) Conway Mac Millan, Minnesota Plant Life. Saint Paul, Minnesota 1899, 417.

[3]) Whitten, J. Ch., Das Verhältnis der Farbe zur Tötung von Pfirsichknospen durch den Winterfrost. Diss. Halle 1902.

[4]) Hiltner, E., Verfärbungen und Wachstumsstockungen bei Gerste und anderen Getreidearten — ein Kälteschaden. Prakt. Bl. f. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz Juni, 1926, 49.

träge. Unter den Witterungsbedingungen des Frühjahres 1926 zeigten sich derartige Blattverfärbungen auch bei manchen anderen Pflanzenarten, in deren Chemismus die Möglichkeit zur Anthozyanbildung liegt; so fiel an lichtreichen und gegen Kälte ungeschützten Stellen der Hartriegel, *Cornus sanguinea*, durch besonders rote Blattfärbungen auf. Handelt es sich in den besprochenen Fällen um die Rotfärbung vorher grüner Blätter, so kommt es auch vor, daß die Blätter schon bei der Entfaltung gerötet sind. Charguerand[1]) beobachtete, daß die Blattspitzen von *Phalaris arundinacea picta* gerötet hervortraten; bei Eintritt wärmerer Witterung verschwand die Rötung. Schell[2]) brachte rotgefärbte junge Blätter aus dem Freien, wo die Temperatur nicht über $+ 4^0$ stieg und die Blätter erst nach 20 Tagen, als die Temperatur zunahm, ergrünten, unter verschiedene Wärmebedingungen: bei 15^0 ergrünten die Blätter in 18 Stunden, bei $+ 8{,}5^0$ erst nach 5 Tagen. Ob hier die Grünfarbe durch Anthozyan verdeckt oder zunächst überhaupt kein Chlorophyll gebildet worden war, bleibt unentschieden. Der Fall jedoch, daß Pflanzen aus Mangel der nötigen Ergrünungstemperatur weiß oder gelb bleiben, ist häufig. Nach Sachs[3]) können die Feuerbohnen, der Mais und der Raps ihre Chlorophyllkörner nicht grün färben bei Temperaturen unter $+ 6^0$. Die Pinie *(Pinus pinea)* braucht wenigstens 7^0. Bei etiolierten Keimpflanzen, die nach kurzer Belichtung gelber wurden als weiterhin dunkel gehaltene Pflanzen, fand Elving[4]), daß sich Etiolin gebildet hatte bei Temperaturen, die für die Chlorophyllbildung noch zu niedrig waren. Im ersten Frühjahre findet man bei Abnahme von Schutzdecken häufig, daß die unter der Decke vergeilten Triebe auch im Lichte ihre gelbe Farbe nicht oder unregelmäßig verlieren. Besonders wenn Kälte auf die jungen, noch nicht ergrünten und zu zeitig ihrer Schutzhüllen beraubten Blattkegel der Hyazinthen einwirkt, ergrünen zwar die später herausgeschobenen Teile der Blätter, ihre Spitzen bleiben aber weiß oder gelb.

In den gelb erscheinenden Teilen sieht man meist die Chlorophyllkörner in Gestalt und Anordnung wie in der normal ergrünten Zelle; jedoch ist der Farbstoff nur ein mehr oder weniger intensives Gelb. Von diesem Stadium bis zum völligen Fehlen der Körner in der gänzlich gebleichten Spitze des Blattes finden sich alle Übergänge; diese sind aber keine Lösungszustände, sondern Hemmungsbildungen. In den weißesten Partien des Mesophylls erscheinen die Zellen mit wässerigem Zellsaft erfüllt, der von Plasmasträngen durchzogen ist, ohne daß im plasmatischen Wandbelage irgendwelche Chlorophyllkörper angelegt wären. In den nach der Kältewirkung aus der Erde herausgetretenen Teilen der Blätter finden sich normal ausgebildete intensiv grüne Chloroplasten.

Bei länger andauernder niedriger Temperatur im ersten Frühjahr wenig über dem Gefrierpunkt kann man bei Zwiebelgewächsen, besonders den breitblättrigen *Galanthus*-Arten *(G. Elwesii, G. Fosteri)* und bei *Narzissus* beobachten, daß das

---

[1]) Charguerand, Revue horticole, Paris 1874, 249.

[2]) Schell, Jul., Wirkung einiger Einflüsse auf die Färbung der Pflanzen. Beil. Prot. 75, Sitzungsber. Naturf. Ges. Univ. Kazan (Rußl.), Ref. Bot. Jahresber. 1876, 717.

[3]) Sachs, Lehrbuch. 3. Aufl., 636.

[4]) Elving, F., Über eine Beziehung zwischen Licht und Etiolin. Arbeiten d. Bot. Inst. zu Würzburg 2, H.3, 495ff.; vgl. Bot. Centralbl. 1880, 835.

Wachstum der Blätter weiter fortschreitet, die Ergrünung der neu aus dem Boden hervortretenden Pflanzenteile aber unterbleibt. Bei Wiedereintritt warmer Witterung wachsen die Pflanzen grün nach, so daß die Blätter dann meist geringelt erscheinen. Die weißen Ringel bleiben gelb oder ergrünen sehr langsam. Diese Tatsache zeigt, daß hier zwei Lebensäußerungen verschiedene Temperaturminima besitzen; das Wachstum unterbleibt erst bei tieferer Temperatur als das Ergrünen. Auch bei Gehölzen läßt sich mitunter dieser Vorgang beobachten, namentlich wenn der Austrieb normalerweise gelb ist; so sind die jungen Blätter von *Caragana frutex* gelb; bei andauernd kühlem Wetter bleiben sie unter Vergrößerung längere Zeit gelb.

Zur Vermeidung einer Fixierung derartiger Erscheinungen ist zu empfehlen, die Winterdecke allmählich wegzunehmen oder die treibenden Pflanzen durch eine leichte Reisigschicht zu schützen.

Es können demnach durch Kälteeinflüsse ähnliche Wirkungen ausgelöst werden wie durch Lichtüberfluß bei Pflanzen des Hochgebirges: Rotfärbung und Anhäufung von Zucker.

Die Umwandlung von Stärke in Zucker als Folge niedriger Temperaturen bzw. schwacher Kältegrade ist eine besonders bei Kartoffeln bekannte Tatsache.

Das Süßwerden der Kartoffelknollen

Das Süßwerden der Kartoffelknollen tritt dann ein, wenn diese Temperaturen ausgesetzt sind, die noch nicht so niedrig sind, daß sie zum Erfrieren führen.[1]) An und für sich liegt der Gefrierpunkt der Kartoffel bei — 1° C, aber ihre Zellsäfte müssen nach Müller-Thurgau[2]) erst um 2—3° unter diesen Gefrierpunkt unterkühlt werden, ehe sich Eiskristalle bilden können. Tritt diese Unterkühlung sehr rasch ein, bzw. wirken plötzlich tiefere Temperaturen auf die Kartoffel ein, so erfrieren sie, ohne daß Stärke in Zucker umgewandelt wird. Anders wenn die Temperatur langsam bis — 2° sinkt; dann tritt eine Umwandlung von Stärke in Zucker ein, der bis zu 3,0% des Frischgewichtes betragen kann. Zwischen 0 und + 6° C ist die Bildung des Zuckers, und zwar besonders Rohrzuckers, am stärksten; über 9° tritt Süßwerden der Knollen nicht mehr ein. Durch die Zuckeranhäufung steigt aber der osmotische Druck der Zellen, und der Gefrierpunkt der Knollen wird wesentlich nach unten verschoben. Werden solche „süßgewordenen" Kartoffeln einige Tage in Temperaturen über 10° gebracht, so verschwindet der Zucker, und die Knollen werden für Speisezwecke wieder brauchbar. Ist das Süßwerden der Kartoffeln in bezug auf ihren Speisewert unerwünscht, so liegen die Verhältnisse bei einigen Gemüsearten umgekehrt. Grünkohl und Braunkohl *(Brassica oleracea acephala)* erlangen

[1]) Ältere unkritische Arbeiten über das Süßwerden der Kartoffel finden sich referiert bei Meyen, Jahresber. über die Resultate usw. der physiolog. Bot. 1838, 120; ferner: Einhoff, Neues allgem. Journ. f. Chem., Berlin 1805, 473; Göppert, H. R., Über die Wärmeentwicklung in den Pflanzen, deren Gefrieren usw. Breslau 1830, 38.

[2]) Müller-Thurgau, Beitrag zur Kenntnis des Stoffwechsels in stärkehaltigen Pflanzenorganen. Bot. Centralbl. 1882, 198; Landw. Jahrb. Bd. XI, 1882, 744.

erst durch eine infolge Einwirkung niederer Temperaturen hervorgerufene Zuckerbildung die vom Gärtner und Verbraucher gewünschte Süßigkeit.[1])

Nach Müller-Thurgau[2]) wird der Zucker süßer Kartoffeln bei Temperaturen von 20—30° bis zu 80%, nach Bersch[3]) bis zu 62% in Stärke zurückverwandelt. Der Saatgutwert der Kartoffeln leidet durch das Süßwerden nicht. Welche Kältegrade solche Kartoffeln unbeschadet aushalten können, zeigte sich nach dem außerordentlich kalten Winter 1928/29: in auffallender Menge liefen, wenigstens in der Umgebung Münchens, gerade im Frühjahr 1929 auf den Feldern, die im Vorjahre Kartoffeln getragen hatten, Pflanzen aus bei der Ernte übersehenen Knollen auf. Als Parallele sei hier eingeschaltet, daß Tumanow[4]) frostempfindliche Pflanzen dadurch abhärtete, daß er sie Temperaturen von 0—6° aussetzte, wodurch Zuckerbildung eintrat. Das Temperaturoptimum der Abhärtung war dabei von den Belichtungsverhältnissen abhängig.

Beachtenswert ist die Feststellung Müller-Thurgaus, nach der sich die Zuckerbildung infolge Kälte nicht bei frischgeernteten, sondern nur bei solchen Kartoffelknollen künstlich hervorrufen ließ, die mindestens einen Monat aus der Erde genommen waren. Anscheinend schloß Payen[5]) auf Grund ähnlicher Erfahrungen, daß Kartoffelknollen, die Zuckerbildung aufweisen, wohl schon vor der Frostwirkung wieder ins Stadium der Vegetation eingetreten seien. Näherliegender dürfte, insbesondere im Hinblick auf das Verhalten im Freiland überwinternder Knollen, die Folgerung sein, daß die Zuckerbildung erst dann einsetzen kann, wenn die Knollen voll ausgereift sind und die zur Reifung führenden Vorgänge abgeschlossen und damit gegenläufige die Oberhand gewinnen. Merkenschlager[6]) denkt an eine Enthemmung des enzymatischen Apparates, den er als Freilauf der „Enzyme" bezeichnet. Ebenso wie durch Toluoldämpfe würde demnach die Diastase durch Kälte enthemmt und — in Freilauf geraten — die Stärke zu verzuckern beginnen.

Die Veränderung des Stärke : Zucker-Verhältnisses als Folge von Kälte oder Narkose und das Antreiben von Pflanzen[7])

Von der Tatsache, daß sowohl die Einflüsse von Kälte als auch solche der Narkose das Verhältnis von Stärke: Zucker verändern, macht man beim Bestreben, Pflanzen zu ganz ungewohnter Zeit zum Treiben und Blühen zu bringen, in der Gärtnerei Gebrauch: Man berücksichtigt beim Antreiben ruhender Knospen die Erfahrung, daß das Austreiben im Warmhaus um so schneller verläuft, je

---

[1]) Vgl. Molisch, H., Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. Jena, Fischer 1916.

[2]) Müller-Thurgau, Landw. Jahrb. 1883, 807; Bd. XIV, 1885, 909.

[3]) Bersch, W., Chem. Centralbl. Bd. II, 1896, 1121.

[4]) Tumanow, S. S., Abhärtung von Winterpflanzen gegen niedrige Temperaturen. Bull. of appl. bot., of gen. and pl. br. 25, Nr. 3, 69—107, engl. Zus., Leningrad 1931/32.

[5]) Payen, Compt. rend. Tome VI, 1838; 275, vgl. auch: Czapek, Fr., Biochemie der Pflanzen. Jena, Fischer.

[6]) Merkenschlager, F., Kartoffelprobleme. Der Kartoffelbau 14, Nr. 6, 1930, 61; ders., Tafeln zur vergleichenden Physiologie und Pathologie der Kulturpflanzen. Tafel I. Kartoffeln u. Zuckerrüben. Berlin 1927.

[7]) Vgl. Molisch, H., Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. Jena 1916, 160ff.

länger die Pflanzen vorher im Freien niedrigen Temperaturen ausgesetzt waren. Zweige von *Syringa vulgaris* und *Salix caprea* treiben, schon Anfang Oktober ins Warmhaus gebracht, selbst im März noch nicht aus, andere werden unter solchen Bedingungen geschädigt oder gehen ein. Hingegen treiben viele Pflanzen sehr willig, nachdem sie der Kälte längere Zeit ausgesetzt waren. Die sogenannten Barbarazweige, Zweige von Kirschen und anderen Obstbäumen, die gegen Barbara (4. Dez.) abgeschnitten und im warmen Zimmer in Wasser gestellt werden, blühen gegen Weihnachten. Würde man die Zweige aber schon wesentlich früher, etwa Anfang Oktober, abschneiden, so würde man zur Weihnachtszeit vergeblich auf das Aufblühen warten. Dem Umstand, daß sich Kälteeinflüsse als Ursache der Überführung von Stärke in Zucker durch Narkotika (vgl. S. 374)[1]) ersetzen lassen, ist es zu verdanken, daß Johannsen[2]) entdeckte, daß Flieder und andere Holzgewächse aus ihrem Ruhezustand erwachen und im Warmhaus sofort zu treiben beginnen, wenn man sie ein bis zwei Tage Ätherdämpfen aussetzt. Durch die Anreicherung von Zucker steigen die osmotischen Kräfte der Pflanzen außerordentlich, kommt dazu Wasser und Wärme, so wird der Ruhezustand der Pflanzen aufgehoben und sie beginnen zu treiben. Ähnliche physiologische Erklärungen — Aktivierung der osmotischen Kräfte beim Hinzutritt von Wasser — können für den Erfolg beim Antreiben durch neun- bis zwölfstündiges Baden in Wasser von 30—40° C[3]) angenommen werden. Auch durch die Einwirkung von Radiumpräparaten, namentlich durch die von Radiumemanation, können bestrahlte Knospen in bestimmten Entwicklungsphasen (Nov-Dez.). zum Austreiben gebracht werden.[4])

Hier sei der durch eigene Beobachtungen gestützten Vermutung Ausdruck gegeben, daß leichte Kälteeinflüsse möglicherweise auch auf die Blühfreudigkeit mancher Pflanzen warmer Zonen, vor allem solcher halbarider Gebiete mit starker nächtlicher Ausstrahlung und Abkühlung, von Einfluß sind. Solche Pflanzen, deren Blühfreudigkeit, z. B. von Kakteen, oft sehr gering ist, werden meist unter Temperaturbedingungen gezogen, die keineswegs den oft großen täglichen Temperaturschwankungen ihrer Heimat entsprechen.

Das Stärke : Zucker-Gleichgewicht als ökologischer Faktor

Nach den vorhergehenden Ausführungen können also durch noch nicht zum Erfrieren führende Kältegrade enzymatische Vorgänge im Sinne einer starken Zuckerbildung, einer Verschiebung des Stärke : Zucker-Verhältnisses umgesteuert werden. Diese „Umsteuerung" ist nach An-

---

[1]) Durch Einwirkung von Äther (Puriewitsch, Reinhard u. Suschoff, Beih. Bot. Centralbl. 18) oder von Toluol oder Chloroform (Butkewitsch, Biochem. Centralbl. 10, 314) wird nur die Stärkesynthese, nicht aber die Hydrolyse gehemmt; vgl. auch: Euler, H., Grundlagen und Ergebnisse der Pflanzenchemie. Braunschweig 1909, III. Teil, 236.

[2]) Johannsen, W., Das Ätherverfahren. Jena 1900.

[3]) Vgl. Molisch, H., Über ein einfaches Verfahren, Pflanzen zu treiben (Warmbadmethode). I. u. II. Teil. Sitzungsber. d. Kaiserl. Akad. d. Wiss. i. Wien, Mathem.-naturw. Kl., Abt. I, 1908 u. 1909.

[4]) Molisch, H., Über das Treiben von Pflanzen mittels Radium. Sitzungsber. d. Kaiserl. Akad. d. Wiss. i. Wien 1912, Bd. CXXI, 121.

sicht von E. Hiltner[1]) nur soweit möglich, als der durch schon aufgenommene Mineralsalze bedingte osmotische Druck innerhalb der Zellen eine Steigerung durch hinzukommenden Zucker bis zu seinem oberen Schwellenwert noch verträgt. Mit anderen Worten, die Menge einer schnellen Zuckeranhäufung, etwa während einer kalten Nacht, ist in wachsenden Pflanzen nicht nur abhängig von der Menge der vorhandenen Stärke, sondern auch von jener der aufgenommenen, aber noch unverarbeitet in der Pflanze vorhandenen Mineralsalze.[2])

Die Auswirkungen einer solchen Umsteuerung auf die Stoffverhältnisse innerhalb der Pflanze werden also je nach deren Mineralstoffernährung und je nach Entwicklungsstadium verschieden sein können, im allgemeinen aber in der Richtung jener Verhältnisverschiebung liegen, die schließlich durch Überwiegen der Kohlehydrate, vor allem des Zuckers, über die Mineralstoffe zur Einleitung der generativen Phase führt (vgl. S. 330 u. 351). Am stärksten dürften solche Einflüsse zur Geltung kommen, wenn entweder bei guten Assimilationsverhältnissen der Gehalt der Pflanzen an Mineralsalzen nicht allzu groß ist oder aber, wenn die Zuckerbildung durch Kälte in ein Entwicklungsstadium fällt, in dem an und für sich der Eintritt der generativen Entwicklung vorbereitet ist. Rein theoretisch müßten also derartige Kälteeinflüsse die Einleitung generativer Vorgänge, wie Blühen und Fruchtbildung, oder die Ausbildung von Erhaltungsorganen, wie Knollen und dgl., ähnlich begünstigen wie in anderen Fällen eine infolge günstiger Lichtverhältnisse besonders überwiegende Assimilation.

Auf Lichteinflüsse, wenn auch solche der Kälte mitspielen dürften, ist es in erster Linie zurückzuführen, wenn in der Arktis (Alaska) an sich zweijährige Pflanzen, wie die Rüben, einjährig werden. Vorwiegend Kälteeinwirkungen von Spätfrösten bilden den Grund, wenn auch in gemäßigten Breiten gelegentlich Rüben schon im ersten Jahr ihre Vegetation bis zur Samenreife durchlaufen. Es sind das die sogenannten Schoßrüben.

Schoßrüben und dergleichen

Solche „Schosser" oder „Trotzer" kommen in manchen Jahren nicht nur bei Zucker- und Runkelrüben, sondern auch bei Kohlrüben und anderen Kohlarten, bei Mohrrüben und sonstigen Pflanzen, welche ihre Wurzeln als fleischige Reservestoffbehälter ausbilden, mehr oder weniger häufig vor. Eine zehnstündige Einwirkung von Temperaturen von -2^0 bis $-6{,}5^0$ C im Mai bedingte bei Versuchen Aderholds[3]), daß sich unter 18 Sämlingspflanzen von Kohlrabi sieben als Schosser entwickelten, während unter ebensoviel Vergleichspflanzen, auf die keine Temperaturen unter 0^0 eingewirkt hatten, nur zwei Schosser auftraten. Eingehend behandelt J. C. Miller[4]) das Schossen von Kohl in seiner Abhängigkeit von Temperatur, Ruhezeit, Narkose, Tageslänge, Saat- und Pflanzzeit.

[1]) Hiltner, E., Der Tau und seine Bedeutung für den Pflanzenbau. Wiss. Arch. f. Landw. A. Bd. 3, 1930, 53.

[2]) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie I, 308, 2. Aufl. Leipzig 1897.

[3]) Aderhold, R., Über das Schießen des Kohlrabis. Mitt. d. K. Biol. Reichsanstalt 1906, 2, 16.

[4]) Miller, J. C., A Study of Some Factors Affecting Sead-Stalk Development in Cabbage. Publ. by the Cornell Univ. Agric. Exp. Stat., Ithaca, New-York, Bull. 488, June 1929.

Vom Feld ins Warmhaus gebrachte kräftige Pflanzen entwickeln sich vegetativ weiter; eine solche Warmhauspflanze bildete im Laufe von mehr als zwei Jahren sechs Köpfe. Umgekehrt schreiten vom Feld ins Kalthaus versetzte Pflanzen zur Ausbildung ihrer Fruchtstände. Nach Thompson[1]) wirken niedere Temperaturen während vierzehn oder mehr Tagen ebenso wie frühe Saatzeit auf das Schossen des Sellerie. Auch später Sellerie neigt dazu, in die Samen zu schießen, wenn er, in Freibeete gebracht, während der ersten fünf Wochen niederen Temperaturen ausgesetzt ist. Hohe Temperaturen im Juni und Juli hemmen jedoch die Schosserbildung. Andrlik und Mysik[2]) kommen auf Grund zahlreicher Analysen zu dem Ergebnis, daß die Wurzeln geschoßter Rüben ärmer an Kali, Phosphor- und Schwefelsäure sowie an Ammoniak und Amidstickstoff sind. Der Saft ist reiner, der Anteil des Zuckers an der organischen Substanz mit 40—50 % etwa um 10 % geringer als bei normalen Rüben. Der größte Teil der zuckerfreien organischen Substanz entfiel auf das Mark, dessen Bildung wohl auf Kosten des Zuckers erfolgte. Da solche Rüben nicht nur holziger, sondern überdies meist auch kleiner sind als nicht geschoßte Rüben, so kann ein stärkeres Auftreten von Schoßrüben eine Ernteminderung bedeuten. Im Jahre 1927, als einem sehr warmen März, in dem alle Bestellungsarbeiten sehr rasch verliefen, ein außergewöhnlich kalter und nasser April folgte und die Temperaturen in der ersten Maiwoche unter dem Durchschnitt lagen, zeigte sich auf manchen Rübenfeldern bis zu 30 % Aufschuß.[3]) Wenn auch in normalen Jahren frühe Saat günstiger ist als späte, so fördert sie doch bei Kälterückschlägen die Schosserbildung. Nach Römer wird, und auch das fügt sich in das Gesamtbild, durch Stickstoffmangel in der Jugend Aufschuß begünstigt, während Müller-Bernburg gerade eine schosservermehrende Wirkung der N-Düngung feststellte, der aber nicht die Bedeutung zukam wie der Saatzeit und der Sortenwahl. Bei Bestellung nach Mitte April (Gegend Bernburg-Staßfurt) nahm die Neigung zur Bildung von Blütenständen schnell ab. Das starke Schossen früh gebildeter Rüben führt Müller-Bernburg auf Verzögerung des Auflaufens zurück.[4]) Deutlich unterscheiden sich die einzelnen Sorten bezüglich ihrer Neigung zur Schoßrübenbildung: unter den Zuckerrübensorten weisen unter den Klimaverhältnissen der Gegend von Halle am wenigsten Aufschuß die Rüben von Kuhn & Cie., Naarden (Holland) und Kleinwanzleben E auf, am meisten die Sorten von Struck—Schlanstedt und die auf hohen Zuckergehalt gezüchteten Sorten von Villmorin und von böhmischen und polnischen Züchtern. Unter den Futterrüben ist der Aufschuß um so größer, je näher die Sorten in ihren übrigen Eigenschaften der Zuckerrübe stehen.

Kirsches Idealrübe und die übrigen Walzentypen neigen nicht stark zur Schoßrübenbildung. Daß als Ursache der Schoßrübenbildung auch Wachstumsstockung schlechthin in Erscheinung tritt, ist klar. Auch bei Mensch und Tier hört das Größenwachstum auf, wenn sie geschlechtsreif werden. Die Ver-

[1]) Thompson, H. C., Premature Seeding of Celery. Publ. by the Cornell Univ. Agric. Exp. Stat. Ithaca, New-York, Bull. 480, May 1929.
[2]) Andrlik u. Mysik, Schoßrübe und normale Rübe. Bl. f. Zuckerrübenbau 1905, 24, 374.
[3]) Römer, Handbuch der Landwirtschaft Bd. 3, 215. Berlin, Parey 1930.
[4]) Müller-Bernburg, Zuckerrübenbau 10, 6—11.

wandtschaft physiologischen Geschehens läßt an dieser Stelle auf die Tatsache hinweisen, daß erst im Frühjahr gesätes Wintergetreide im gleichen Jahre im Gegensatz zum Sommergetreide nur vegetativ wächst und nicht in die Halme schießt. Findet jedoch die Keimung und das erste Entwicklungsstadium des Wintergetreides im Frühjahr bei entsprechend tiefen Temperaturen statt, so bildet es im selben Jahre Ähren. Tichonow[1]) hat Winterroggen und Winterweizen sowohl bei 3—5° als auch bei 15—18° zum Keimen und die aufgegangene Saat unter gleiche Bedingungen gebracht. Untersuchungen auf gelöste Kohlehydrate und anatomischen Bau ergaben, daß die bei niedrigen Temperaturen gekeimten Pflanzen eine mehr xeromorphe Struktur und einen höheren Gehalt an Kohlehydraten aufwiesen als jene, deren Keimung bei höheren Temperaturen stattfand.

Die Knöllchensucht der Kartoffel

An dieser Stelle sei auf die Knöllchensucht der Kartoffeln hingewiesen, die sich darin äußert, daß aus den Augen an Stelle von Laubtrieben unmittelbar wieder Knollen und „knöllchentragende" Triebe hervorgehen. Die ausgelegte Knolle überspringt also sozusagen die Entwicklung der vegetativen Anfangsphase und schreitet sofort zur Ausbildung der Erhaltungsorgane (vgl. S. 376). Nach Wellensiek[2]) zeigen die Mutterknollen Knöllchenbildung nur dann, wenn nach dem Auslegen die Temperaturen unter 12° C liegen; von 12—15° finden sich Übergänge, bei 15° bilden sich normale Laubtriebe. Die Krankheit tritt nach Wellensiek vor allem dann auf, wenn die Knollen schon vor dem Auslegen Keime gebildet hatten, zu warm gelagert waren und am Ende der vorjährigen Vegetationsperiode infolge zu großer Trockenheit notreif geworden sind. Als Gegenmaßnahme gibt Wellensiek an: Aufbewahren der Knollen bei niedrigen Temperaturen und am Licht; nicht zu frühes Auslegen in möglichst trockenes Feld. Nach Köhler[3]) wird aber durch Trockenheit nach dem Auslegen ebenso wie durch Kälte die Knöllchensucht begünstigt.

Blattrollen durch Kälte

Wenn die bisher behandelten Änderungen der Art der Kohlehydraternährung Umsteuerungen des Entwicklungsablaufes der Pflanzen bedeuten konnten, so müßten derartige Umsteuerungen im Sinne einer durch Kälte ausgelösten Zuckeranhäufung dort ganz andere Wirkungen auslösen, wo die Zuckeranhäufung nicht oder nur in sehr begrenztem Maße möglich ist. E. Hiltner[4]) hat die Anschauung ausgesprochen, daß bei einer zu hohen Anreicherung mit Salzen in Blättern der osmotische Druck mehr oder weniger von diesen allein bestritten und Über-

---

[1]) Tichonow, P. M., Das Sommergetreide als Modifikation von Wintergetreide. Nachrichten d. Inst. f. Land- u. Forstwirtsch., Kasan. Bull. Nr. 1, 13—23 (russ.); Ref.: Deutsche Landw. Rundschau 1931, Bd. 7, 256.

[2]) Wellensiek, S. J., Mededeel. v. d. Landbouwhoogschool. Deel 27, Nr. 3, 1923; Oovtwijn Botjes, J. G., Tijdschrift over Plantenziekten 33, 1927, 1ff., Abb.

[3]) Köhler, E., Knöllchensucht der Kartoffel. Nachrichtenbl. d. Dtsch. Pflanzenschutzdienstes 1927, Nr. 7, 66.

[4]) Hiltner, E., Der Tau und seine Bedeutung für den Pflanzenbau. Wiss. Arch. f. Landw. Abt. A, III, 1. H., 1930, 53.

führung von Stärke in Zucker — soweit dieser den osmotischen Druck zu hoch steigern würde — gehemmt oder unmöglich wird. Damit ließe sich das bei der Kartoffel typische Bild der Stärkeschoppung — einer häufigen Begleiterscheinung der Blattrollkrankheit — erklären. Auf die Blattrollkrankheit in Abhängigkeit vom Klima ist im Abschnitt „Wasser" näher eingegangen. Hier sei sie nur deshalb erwähnt, weil unter den verschiedenen Blattrollerscheinungen auch das „Kälterollen" vorkommt. In größeren Versuchsreihen E. Hiltners setzte es während einer Kältewelle mit Minimumtemperaturen unter + 11° bis + 9° C schlagartig, aber ganz gesetzmäßig nur in Reihen mit bestimmter Düngung ein. Vielleicht löst ein Kältestoß einen Zuckerstoß aus, für den sozusagen kein Platz ist. Die Spannungen innerhalb der Blätter werden zu groß; die Pflanzen erstarren in jeder Beziehung zum charakteristischen Bild der rollkranken Staude. Die Blätter verlieren ihr dunkles Grün, und man kann an eine Lähmung des Chlorophyllapparates denken. Wenn die Feststellungen von Curtis[1]), nach denen Abkühlung der Blattstiele auf 1°—5° die Ableitung der Kohlehydrate gänzlich unterbricht oder mindestens bedeutend verlangsamt, auch für die Kartoffel gelten, so würden sie das Verständnis für die Erscheinung des Kälterollens wesentlich bereichern. Curtis fand, daß eine Temperaturerniedrigung von 25° auf 5° ziemlich belanglos auf die Kohlehydratableitung war: Es muß aber dahingestellt bleiben, ob derartig kritische Temperaturen nicht bei den verschiedenen Pflanzen und zu den verschiedenen Jahreszeiten verschieden hoch liegen. Wie im einzelnen die Krankheit — als Blattrollen mit glatten oder auch mit gewellten Blatträndern, Fleckigkeit und dgl. — in Erscheinung tritt, ist wesentlich beeinflußt von der Art und verhältnismäßigen Zusammensetzung der Nährstoffzufuhr durch die Wurzeln und gehört daher nicht in diesen Abschnitt.

Wenn Schacht[2]) schon 1854 unter anderm eine sehr reiche Zuckerbildung in den erkrankten Zellen und starke Stärkeansammlungen, vor allem in den Stengeln, die an Stelle ihrer Biegsamkeit glasartige Sprödigkeit aufweisen konnten, fand, so steht dies mit der obigen Deutung nicht in Widerspruch. Auf jeden Fall handelt es sich nach Ansicht des Verfassers beim Kälterollen der Kartoffeln um eine lediglich spontan ausgelöste Form der echten physiologischen Blattrollkrankheit der Kartoffel. Ob andere Rollerscheinungen infolge zu kühler Temperatur, wie sie etwa in Warmhäusern an tropischen Pflanzen, besonders an *Maranta*, zu beobachten sind, auf ähnliche Zusammenhänge zurückgeführt werden können, sei dahingestellt. Laubert[3]) fand bei Rollungen von Fliederblättern ähnliche Stärkeschoppungen wie bei der Kartoffelstaude (S 453).

Unterkühlung (Erkältung)

Bei den Erkrankungserscheinungen durch Wärmemangel werden die durch Erkältung bewirkten meist nicht streng von den durch Abtötung des Protoplasmas

[1]) Curtis, O. F., Am. Journ. Bot. 16, 1929, 154; nach Kostytschew, Pflanzenphysiologie II, 235.

[2]) Schacht, Bericht an das Kgl. Landesökonomiekollegium über die Kartoffelpflanze und deren Krankheiten. 1854, 11.

[3]) Laubert, R., Über die Blattrollkrankheit der Syringen und die dabei auftretende Stärkeanhäufung in den Blättern der kranken Pflanzen. Gartenflora LXIII, 1914, 9—11.

infolge von Frostwirkungen hervorgerufenen getrennt, und doch unterscheiden sich beide sehr wesentlich. Bei den ersteren tritt durch die mangelnde Wärme eine Stockung, eine Starre des Protoplasmas ein, die sich je nach der Empfindlichkeit desselben und je nach der Länge der Dauer der Starre als vorübergehende Störung oder bleibende Schädigung auswirkt.

Die Erkältung wird sich am stärksten bemerkbar machen, wenn die Temperatur zu plötzlich sinkt. Gewächshauspflanzen können sich in der kurzen Zeit, bisweilen in nur wenigen Minuten, während der sie von einem ins andere Gewächshaus getragen werden, wie die Gärtner ganz richtig sagen, „erkälten".

Moebius[1]) nahm eine *Begonia metallica* aus dem Warmhause, trug die Pflanze ein bis zwei Minuten im Freien bei einer Temperatur von -5^0 C umher und stellte sie dann wieder an ihren früheren Ort. Noch am gleichen Tage bemerkte er auf einigen älteren Blättern neuentstandene braune Flecke; später bekamen diese Blätter „ein glasiges, dunkles Aussehen, hingen herab und vertrockneten". Junge Blätter litten nicht. Derartige Verfärbungs- und Welkeerscheinungen wurden bei anderen ähnlichen Versuchen beobachtet und sind auch im wesentlichen die Merkmale, welche von den Praktikern als Folgen der Erkältung angegeben worden sind. Daß es sich hier nicht um eine Eisbildung in den Geweben handeln kann, hebt Moebius bereits hervor. Sorauer[2]) brachte einen Topf mit *Begonia argyrostigma* aus dem Warmhause ins Freie bei einer Temperatur von $0{,}5^0$ C über Null. Binnen kurzer Zeit sah er auf einigen Blättern glasige Flecke auftreten. Die Zusammenziehung des Primordialschlauches in den Zellen infolge der starken Abkühlung hatte stellenweise ein Herauspressen von Wasser in die Interzellularräume veranlaßt.

Auf ähnliche Gründe sind sicher allerlei Störungen zurückzuführen, die sich bei zu starker Abnahme der Temperatur in Gewächshäusern zeigen. Beispiele für chronische Schäden bieten vielfach zarte Pflanzen der Tropen, die in unsern Glashäusern nicht dauernd die Wärme für alle ihre Entwicklungsphasen finden. Bekannt sind die Mißerfolge bei der Kultur der indischen *Anoectochilus*-Arten und anderer zartlaubiger Orchideen, Begoniazeen, Gesneriazeen, Marantazeen usw., deren Blätter braunfleckig werden, sich krümmen und absterben, wenn sie längere Zeit einer Temperatur von $+3$ bis $+5^0$ C ausgesetzt waren.[3]) Als besonders empfindlich gelten einige Melastomatazeen, namentlich *Centradenis*, dann auch *Bertolonia*, manche *Sonerila*-Arten und verschiedene Stengelbegonien. Eine Anzahl von wärmeliebenden Sträuchern und Bäumen klappen bei Untertemperatur ihre Blätter abwärts (wie wir es im Freien bei Rhododendron usw. als normale und nicht schädigende Erscheinung [vgl. unten] bei Frostwetter kennen), so die bei den Gärtnern „Croton" genannten *Codiaeum*. Alle diese Pflanzen reagieren auf die Untätigmachung der Blätter durch baldigen Blattabwurf. Bunte Cordylinen werden fleckig, von Palmen leiden besonders stark *Elaeis Guineensis* und *Calamus*-Arten. Sehr auffällig ist der bleiche Schein, den

[1]) Moebius, M., Die Erkältung der Pflanzen. Ber. d. Dtsch. Bot Ges. **XXV**, 1907, H. 2, 67.

[2]) 5. Aufl. des Handbuchs.

[3]) Vgl. Molisch, H., Das Erfrieren der Pflanzen bei Temperaturen über dem Eispunkte. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien, Math.-naturw. Kl., Bd. CV, Abt. 1; vgl. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten 1897, 23.

die Blätter vieler Warmhauspflanzen bei sinkender Temperatur bekommen und der bei längerer Dauer der ungünstigen Verhältnisse in Gelb übergeht, also die Folge einer Chlorophyllzersetzung darstellt.[1])

Ein allgemeiner Blattabwurf braucht aber keineswegs immer eine Folge eintretender Kälte zu sein; viele Pflanzen reagieren damit auf alle möglichen plötzlichen Wechsel der Temperatur, des Lichtes oder der Luftfeuchtigkeit, an die sich die älteren Blätter nicht so schnell anpassen können (S. 428).

Es bedarf bei sehr wärmeliebenden Arten gar keiner Abkühlung auf oder unter Null Grad, um das Protoplasma lahmzulegen. In nassen, kalten Jahren erkranken auch Freilandkulturen von Melonen, Gurken, Tabak und Bohnen bei anhaltendem Wärmemangel. Am bekanntesten ist wohl die Erscheinung, daß starkwüchsige tropische Gewächse im Freien nach einer kalten Nacht mit kritischer Temperatur von wenig über 0° im Wachstum stocken. (In Bodennähe ist die Temperatur oft mehrere Grad tiefer als in 1—2 m Höhe!) Besonders auffallend ist dies bei Kürbis, der morgens ein dunkelgrünes, fast glasiges Aussehen der exponierten Blätter zeigt; auch hier ist das Zellwasser zum Teil in die Interzellularen getreten. Bei langsamer Erwärmung verschwindet diese Färbung wieder, die Pflanze stockt aber vorläufig in ihrem Wachstum, um je nach der folgenden Temperatur nach Tagen oder erst nach Wochen ihr Wachstum wieder aufzunehmen. Die bereits halb entfalteten und die unentwickelten Blätter wachsen dabei aber nur noch wenig oder gar nicht weiter[2]), sondern nehmen nur die Tracht alter, entwickelter Blätter, oft unter Verkrümmung, an. Die neu aus der Spitzenknospe entstehenden Blätter aber werden groß und kräftig, ja häufig erreichen sie eine Größe, die alle vorhergehenden und die ihnen folgenden übertrifft.

Die ganze Erscheinung ist nur so zu erklären[3]), daß durch die Kälteeinwirkung weder das Protoplasma noch das Chlorophyll abgetötet wurde, daß aber das Plasma (bzw. die von ihm gefüllten Zellen) die Wachstumsfähigkeit eingebüßt hat und die Teilungsfähigkeit des Zellkerns der noch meristematischen Zellen verloren gegangen ist oder doch wenigstens erheblich eingeschränkt wurde (vgl. die Wirkungen unzeitiger Trockenheit, S. 427). Nach Wiedereintritt normaler Vegetationsverhältnisse wird den Knospen wieder plastisches Material aus den Assimilaten der alten Blätter zugeführt, und zwar besonders reichlich entweder deshalb, weil während der Stockungszeit Assimilate aufgesammelt wurden oder weil die ursprünglich für das Heranwachsen der krankhaft kleinbleibenden Blätter vorhandene Menge plastischen Materials den neuangelegten mit zugeführt wird.

Ganz ähnliche Erscheinungen sieht man auch bei den sogenannten „Frostformen" der Farne. Bei diesen sind nicht immer die Fiederchen, die bei Eintritt der Kälte nicht mehr in der Einrollung geschützt waren, abgetötet, sondern sie bleiben in der bereits erreichten Größe stehen. Die folgenden werden aber oft doppelt so groß als die normalen.[4])

[1]) Sorauer u. Graebner in 5. Aufl. des Handbuchs, nach Mitt. d. H. Oberinsp. C. Peters.

[2]) Es möge dies ein Beispiel der von Küster, Pathologische Pflanzenanatomie (S. 21), nach dem medizinischen Begriff Hypoplasie (Hemmungsbildung) genannten und ausführlich abgehandelten Erscheinungen sein. Vgl. auch Göbel, Organographie 121.

[3]) 5. Aufl. des Handbuchs 511.

[4]) Vgl. z. B. die Abbildung bei Luerßen, Beiträge zur Flora Ost- und Westpreußens. Bibl. Botanica **XXVIII**, 1894; vgl. auch Schriften d. Phys.-ök. Ges. Königsberg **XXXI**, 1891.

Jedem Gärtner ist bekannt, daß namentlich tropische Gewächse an ihren Wurzeln noch viel empfindlicher gegen Erkältung sind als an ihren oberirdischen Teilen. Die Untätigkeit der Wurzeln oder auch deren langsame Arbeit muß sich naturgemäß viel stärker bemerkbar machen als die der Blätter, weil ja sehr bald Wassermangel in Zweigen und Blättern auftritt. Die Gärtner legen deshalb mit Recht besonderes Gewicht auf die Warmhaltung des Wurzelkörpers.

Man weiß aus einer Anzahl von Fällen, welche schon Sachs[1]) anführt, daß die verschiedenen Pflanzen eine bestimmte Temperatur für ihre Wurzeln brauchen, damit dieselben arbeiten, also auch Wasser aufnehmen können. Tabak und Kürbis welken in einem Boden von 3—5° C; wurde derselbe Boden auf 12—18° erwärmt, war die Wurzeltätigkeit wiederhergestellt. Bei Sinken der Temperatur unter die Grenze, bis zu der die Wurzeln noch fähig sind zu arbeiten, kann Welken der Blätter eintreten, namentlich, wenn an hellen Tagen in den Gewächshäusern die Temperatur der Luft und der Blätter steigt, ohne daß die im Schatten liegenden Töpfe oder die großen Kübel schnell genug mit erwärmt werden. Ist die Erde noch naß, so können die Erkrankungsfälle besonders schwer sein.

Nach gewissen Beobachtungen stellen die fleischigen wachsenden Wurzelspitzen bei andauernder Unterkühlung nicht nur ihr Wachsen ein, sondern verlieren auch ihre Wachstumsfähigkeit, so daß erst neue Spitzen gebildet werden müssen.

Auch eine Anzahl von Vegetationsstörungen des Weinstockes werden von manchen Forschern auf Erkältung der Wurzeln zurückgeführt, wenigstens in ihren Grundursachen, so z. B. von Pantanelli[2]) die sogenannte, noch recht strittige und wohl kaum einheitliche Roncetkrankheit oder das Krautern, die Erzeugung zahlreicher schwächlicher Triebe usw. statt kräftiger Fruchtzweige. Auch Petri[3]), der die Krankheit ausführlich anatomisch behandelt, sucht die Herabdrückung der Temperatur als Ursache nachzuweisen. Die gleiche Ursache, wohl zu späterer Zeit wirksam, wird von Krömer[4]) angenommen für die sogenannte Apoplexie der amerikanischen Reben und ihrer Kreuzungen. Nach Eintritt warmen Sonnenscheins nach kühler, feuchter Zeit verliert das Laub sehr viel Wasser durch Verdunstung, das die Wurzeln nicht entfernt zu ersetzen vermögen. Von unten nach oben fortschreitend, vertrocknen alle Blätter und werden braun, schließlich stirbt auch das Holz ab. Im nächsten Jahre sind die überlebenden Pflanzen schwach.

Je weiter von ihrer Heimat entfernt die Pflanzen wärmerer Länder in kühleren Gebieten kultiviert werden, desto häufiger müssen sich bei ihnen die Erscheinungen der Unterkühlung bemerkbar machen. Direkte Frostwirkungen sind leicht sichtbar, die der Unterkühlung werden aber meist übersehen, da ja die Pflanze

---

[1]) Sachs, Lehrbuch der Botanik. 1. Aufl., 559.

[2]) Pantanelli, Beiträge zur Kenntnis der Roncetkrankheit oder Krautern der Rebe. Ztschr. f. Pflanzenkrankheiten **XXII**, 1912, 1, mit 28 Abb.

[3]) Petri, Contributo allo studio degli ablassementi di temperatura sulli viti in rapporto all' arrciamento. Memoire della R. Staz. di Patatogia vegetale 1912.

[4]) Krömer, Die Anfälligkeit der amerikanischen Reben für Krankheiten. Mitt. f. Weinbau u. Kellerwirtsch. **X**, 1918.

äußerlich gewöhnlich gleich nachher keine oder nur dem scharfen Beobachter auffallende Veränderungen zeigt. Bei genauem Studium der Wirkungen von Untertemperatur auf den Organismus wird sich sicher herausstellen, daß die Zahl der dadurch erzeugten Krankheiten sehr viel größer ist, als man bisher annahm.

Wir müssen uns klar machen, daß viele unserer Nutzpflanzen, manche Getreidearten, Hülsenfrüchte, Obstbäume und besonders der Wein Kinder wärmerer Klimate sind, die bei uns mehr oder weniger nahe ihrer klimatischen Existenzmöglichkeit leben. Man versucht zwar immer mehr, wie auch neuerdings bei Mais, Sojabohne usw., „harte" Sorten zu züchten, aber ungünstige Sommer und unzeitige Kälteperioden werden ihren Einfluß auf das Protoplasma stets ausüben. In ihrer wärmeren Heimat haben sie nicht nur wärmere Luft und stärkere Sonne, sondern auch der Boden hat während der Vegetationszeit meist eine höhere und gleichmäßigere Wärme; kalte und nasse Zeiten müssen ungünstige Folgen haben nicht nur für die während des betreffenden Sommers sich entwickelnden Organe, sondern namentlich auch für die Ruhezustände, für Samen, Knollen, Zweige usw.

Schädigungen der Weinrebe durch Kälte

Das Durchrieseln (Abröhren) der Blüten

Zieht sich die Blüte des Weins infolge kalten und regnerischen Wetters zu lange hinaus, so wird die Befruchtung gehemmt. Die Folge ist das Abfallen unbefruchtet gebliebener Einzelblüten. Nach Müller-Thurgau bewirken niedere Temperaturen während der Blütezeit eine Bräunung der Narbenzellen schon vor dem Abheben der Blütenhülle. Auf solchen Narben wachsen die Pollenkörner nicht oder ungenügend zu Pollenschläuchen aus. Aus der Tatsache, daß das Abröhren durch das Ringeln der Reben verhindert wird, geht hervor, daß nicht die niedere Temperatur die eigentliche Ursache ist. Da auch bei günstigem Witterungsgang auf zu nährstoff- — namentlich zu stickstoffreichem — Boden und auch bei Trockenheit, besonders bei bestimmten Sorten viele Blüten durchrieseln, ist anzunehmen, daß das Abröhren namentlich dann auftritt, wenn die Bedingungen zu einem Mißverhältnis zwischen den aus dem Boden stammenden Nährsalzen einerseits und den Kohlehydraten anderseits zu ungunsten der letzteren führen. Damit stimmt auch überein, daß nach Müller-Thurgau Unterlassung der Düngung oder langer Schnitt (Vermehrung der Assimilationsflächen) dem Abrieseln auf nährstoffreichen Wingerten entgegenwirken kann. Nach Schanderl[1]) ist *Vitis vinifera* eine „Schönwetterpflanze", deren CO_2-Assimilation, vor allem beim Riesling, durch kaltes Wetter ebenso wie durch große Trockenheit sehr herabgedrückt wird.

Braunfleckigkeit der Weinblätter

Seit etwa 1882 zeigte sich in Frankreich eine Erkrankung der Weinstöcke, welche sich schnell ausbreitete und stellenweise argen Schaden anrichtete. Man kennt die Krankheit jetzt in allen weinbauenden Ländern, auch in Palästina,

[1]) Schanderl, H., Untersuchungen über die Photosynthese einiger Rebsorten unter natürlichen Verhältnissen. Wiss. Arch. f. Landw. A. 3, 1930, 529ff.

Bessarabien und Nordamerika. In Deutschland wurde sie zuerst 1893[1]), in Italien 1894 beobachtet. Man nennt sie Braunfleckigkeit der Reben (*Brunissure*), auch „Röteln" (*Rougeole*). Die Krankheit beginnt stets an den untersten Blättern, und zwar meist im Juli oder August. Zuerst treten auf der Blattoberseite zwischen den Nerven unregelmäßig eckige, hellbraune, scharf umgrenzte Flecken von wenigen Millimetern Größe auf. Schließlich wird das ganze Blatt, und zwar am meisten in der Gegend des Blattstielansatzes mit Ausnahme des Saumes und der unmittelbar an die Nerven angrenzenden Regionen gebräunt. Bei gewissen Rebsorten geht die Färbung in Braunrot und dann in Gelbrot über, so daß die Stöcke aus der Ferne rostfarben erscheinen. Die Blattunterseite zeigt sich ebenfalls rötlich gefärbt. Vielfach bleiben auch die Flecken klein und isoliert, trocknen ab und brechen schließlich aus. Auf den Stengeln, Ranken und Blattstielen treten ebenfalls ausgedehnte braune Flecke auf sowie zahlreiche kleine, schwarze Punkte, die später eintrocknen. Auch die Blüten und Früchte leiden und werden zum baldigen Abfall veranlaßt. An den Wurzeln beobachtet man ähnliche Flecke, die aber nicht eintrocknen, sondern faulen. Oft wird an den oberirdischen Organen geringe Gummiabsonderung bemerkt.

Die ersten Untersucher der Krankheit waren P. Viala und C. Sauvageau.[2]) Nach ihnen hat dann F. Debray[3]) die anatomischen Veränderungen in der Pflanze genauer untersucht und stellte auch Kulturversuche an. Die Annahme eines pilzlichen Krankheitserregers, den Viala und Sauvageau *Plasmadiophora vitis*, Debray *Pseudocommis vitis* nannte, wurde 1899 von Behrens als Irrtum erkannt.[4]) In Rebenblättern, die aus sicher bekannten Ursachen erkrankt waren, fanden sich genau ebensolche Plasmakonkretionen, die den Parasiten vortäuschten. Da sich die Braunfleckigkeit der Blätter von Reben und anderen Pflanzen künstlich erzeugen läßt, sind die Ursachen anderswo zu suchen. Behrens findet sie in Witterungsverhältnissen, namentlich wenn auf starken Regen starker Taufall mit plötzlichem Sinken der Temperatur folgt. Schon Debray hatte angegeben, daß die Krankheit durch starke Feuchtigkeit, namentlich Nebel, und durch überreichen Gehalt des Bodens an organischen Stickstoffverbindungen begünstigt werde. Auch G. Massee ist der Meinung, daß die Brunissure durch plötzliches Sinken der Temperatur entstehe. Da sie aber auch in Zeiten großer Trockenheit, z. B. in Frankreich in den Jahren 1889 und 1900, besonders häufig beobachtet wurde, so scheint es sich um eine physiologische Störung zu handeln, zu deren Auslösung verschiedene Ursachen führen können. Auch ungenügende Übereinstimmung von Edelreis und Unterlage und dadurch bedingte Ernährungsstörungen wurden als Ursache genannt.[5]) Auch die sogenannte Kalifornische

[1]) Moritz, J., u. Busse, W., Über das Auftreten von *Plasmadiophora vitis* im deutschen Weinbaugebiete. Ztschr. f. Pflanzenkrankheiten **IV**, 1894, 257.

[2]) Sauvageau, C., La Brunissure et la maladie de Californie, maladies de la vigne causée par les *Plasmadiophora Vitis* et *P. californica*. Montpellier, Paris 1892 (vgl. Ztschr. f. Pflanzenkrankheiten **III**, 173).

[3]) Debray, F., Nouvelles observations sur la brunissure. Revue de viticulture 1894, 35 u. 38; ferner: La maladie de la brunissure in: Bull. Soc. Bot. de France 1898, 253.

[4]) Behrens, J., Die Braunfleckigkeit der Rebenblätter und die *Plasmodiophora vitis*. Weinbau und Weinhandel 1899, Nr. 33.

[5]) Lüstner in: Babo u. Mach, Handbuch des Weinbaues. Berlin 1924, 479.

Rebenkrankheit wurde von Viala und Sauvageau[1]) einem pilzlichen Erreger, den sie *Plasmodiophora Californica* nannten, zugeschrieben. Ebenso wie bei der Brunnisure sind es aber wahrscheinlich Witterungs- und Bodeneinflüsse, welche die Krankheit hervorrufen. Diese beginnt sich schon anfangs Frühjahr an den Spitzen und Trieben zu zeigen und schreitet von da zu den Wurzeln hin fort. Die erkrankten Reben treiben spät und schwach aus, die Triebe sind kurzgliedrig und stark verästelt. Im Herbst zeigen die vertrockneten, manchmal teilweise ausgereiften Reben braune Zonen im Holzkörper; der Stamm ist, wie die Triebe, braun und schwarz gezont. Die geschwärzte Rinde der Wurzel löst sich leicht von dem schwarzen, schwammigen, wasserreichen Holzkörper. Die Krankheit wird durch Stecklinge übertragen. Auf den Blättern entstehen zwischen den Rippen und am Blattsaum gelbliche, unregelmäßige Flecken, die sich schließlich rot, rotbraun oder bisweilen schwarzrot färben. Sie sind von einer helleren Zone umgeben und vereinigen sich später oft zu Streifen zwischen den Nerven, deren nächste Umgebung aber grün bleibt. Die buntscheckigen kranken Blätter fallen meist schon im Frühjahr ab; das neu hervorkommende Laub zeigt dieselben Erkrankungserscheinungen. Von den schwarzroten Blattflecken hat die Krankheit den Namen „Schwarze Röteln" (Melanose[2]), *Rougeole noire, Black meales*) erhalten.

Die Krankheit trat 1882—1884 in Südkalifornien zum ersten Male ziemlich verheerend auf und breitete sich bis 1887 immer weiter aus, so daß zwei Jahre später gegen 10000 ha von der Krankheit vernichtet waren. Seitdem ist der Fortschritt weniger besorgniserregend. In anderen Ländern wurde die Krankheit noch nicht nachgewiesen, doch hat sich Frankreich durch das Verbot der Einfuhr kalifornischer Reben dagegen geschützt. Nicht bloß auf Kulturreben, sondern auch auf der wilden *Vitis Californica* trat die Erkrankung auf; ebenso findet sie sich auch in den verschiedensten Bodenverhältnissen und Lagen.

Auch verschiedene andere Blatterkrankungen wurden zunächst fälschlicherweise als Pilzerkrankungen gedeutet. So schrieb Massee[3]) eine Erkrankung der Gewächshausorchideen, die sich in zunächst weißlichen, später bräunlich bis schwarzgefärbten, das ganze Blattgewebe durchdringenden Flecken der Blätter äußert, einer *Plasmodiophora Orchidis* zu. Bald darauf konnte er die Krankheit aber durch Auflegen von Eisstückchen auf die Blätter bei einer Lufttemperatur von 5—7° in den die Pflanzen bedeckenden Glasglocken künstlich erzeugen und erklärt auch ähnliche Fleckenbildungen auf Tomatenblättern, die Abbey[4]) als durch *Plasmodiosphora Tomati* hervorgerufen beschrieb, als Folgen von Temperatursenkung.

Auf den Blättern des Teestrauches traten in der Gegend von Batum, vor allem im Frühjahr, kleine subepidermale Flecken auf, die sich bald vergrößern,

---

[1]) Viala, P., u. Sauvageau, C., La Brunissure et la maladie de Californie. Montpellier Paris, 1892.

[2]) Kroemer, K., Die Anfälligkeit der amerikanischen Reben für Krankheiten. Mitt. f. Weinbau u. Kellerwirtschaft **X**, 1918.

[3]) Massee, G., On an Orchid-disease. Ann. Bot. **IX**, 1895, 170; ders., The "Spot" disease of Orchids. Ann. Bot. **IX**, 1895, 421 u. 533.

[4]) Abbey, Journ. Hortic. Soc. London 1895.

oft zusammenfließen, sich endlich graubraun schimmernd verfärben und das ganze Blatt einnehmen. Dieses wird bröckelig und zur Teebereitung unbrauchbar. Auch hier scheinen Kälteeinflüsse und nicht, wie von Speschnew[1]) annahm, die Wirkungen eines Pilzes, den er *Pseudocommis Theae* nannte, vorzuliegen.

Wärmeüberschuß

Ist im vorhergehenden ausgeführt, daß Zuckeranhäufung infolge tiefer Temperaturen die Blüten- und Fruchtbildung anregen kann, so ergibt sich von selbst die Frage, ob umgekehrt das Fehlen von Kälte, also die Einwirkung dauernder Wärme dazu führen kann, daß Blütenbildung unterbleibt. Nach Fritz Müller schießen die meisten zweijährigen Pflanzen kälterer Klimate in Brasilien zwar ins Kraut, blühen aber niemals. Das in Deutschland zweijährige *Echium vulgare* hat Fr. Müller in Südbrasilien aus Samen gezogen, wo es zehn Jahre lang rein vegetativ ohne Blütenbildung weiterwuchs.[2]) Auch Kohl, Rüben, Petersilie, Kümmel und andere Pflanzen kommen dort unter normalen Bedingungen nicht zum Blühen, weil zur Entwicklung ihrer Blütenanlagen niedrige Temperaturen notwendig zu sein scheinen. Die Ausbreitung mancher Pflanzen nach wärmeren Gegenden scheitert daran, daß sie sich dort nicht geschlechtlich vermehren können.

Andererseits berichtet Duthie aus Daharanpur[3]), daß in Indien viele europäische Gewächse eine zu schnelle Samenreife ergeben und z. B. die Runkelrübe, die in England 18 Monate zum Durchlaufen ihrer Entwicklungsstadien benötigt, in Indien nur acht Monate braucht. Andere Pflanzen wieder, wie Erdbeeren, Veilchen und Vergißmeinnicht, blühen im tropischen und subtropischen Klima das ganze Jahr. Auch die Rebe trägt in Cumana (Venezuela) und Chartum (Ägypten) das ganze Jahr Blüten und Trauben.

Auch in Mitteleuropa kann man nach heißen und trockenen Sommern oft beobachten, daß Obstbäume, Roßkastanien und andere Bäume schon im Herbst ihre für das nächste Frühjahr bestimmten Blütenknospen entfalten und ein zweitesmal blühen. Neben der Wärme dürften hier zeitweilige Trockenheitseinflüsse, die zu vorübergehender Einleitung der Reifevorgänge führen, Lichtüberfluß (S. 330) und dergleichen als Ursache mitwirken. In der großen ungarischen Tiefebene blühen die Robinien, wie Györffy[4]) berichtet, fast alljährlich zweimal, in drei von neun Jahren (1922—1930) blühten sie sogar dreimal. Das war im Jahre 1924 mit einer durchschnittlichen Septembertemperatur von $+2{,}9^0$ über der normalen ($16{,}1^0$), im Jahre 1927, in dem der August ($+1{,}9^0$) und der September in ganz Ungarn $1—2^0$ wärmer war als im Durchschnitt, und im Jahr 1930, in dem die Septembertemperatur $2{,}1^0$ über dem vieljährigen Mittel lag.

---

[1]) Speschnew, N. v., Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten **XI**, 1901, 82.

[2]) Molisch, Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. Jena 1916; vgl. auch Goebel, Experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig u. Berlin, Teubner 1908, 116.

[3]) Duthie, Gardeners Chronicle 1881, I, 627.

[4]) Györffy, J., Dreimaliges Blühen der Robinien in Szeged. Acta Phaenologica Deel I., 2. Aufl., 1931, 57.

Verspätete Saat

Im Abschnitt über den Einfluß der Tageslänge (S. 338) ist schon auf die Bedeutung des Zeitpunktes der Saat in bezug auf das Licht hingewiesen. Aber auch die im Frühjahr andauernd zunehmende Temperatur, namentlich auch jene des Bodens (vgl. unter Abschnitt Boden) kann sich ungünstig auswirken, wenn die Pflanzen kühlerer Gebiete zu spät ausgesät werden.[1]) Fast alle unsere heimischen Gewächse und auch die Mehrzahl unserer Gemüse und Zierpflanzen des freien Landes keimen normalerweise in den kühlen Jahreszeiten Frühling oder Herbst. Sie entwickeln dann meist erst eine Rosette grundständiger Blätter oder grundständiger Triebbüschel; jedenfalls erfährt durch die Assimilation der grundständigen Blätter die gestauchte Achse zunächst während der kühleren Zeit vegetativen Wachstums eine Kräftigung bis zu einem bestimmten Grade, um dann so gekräftigt, mit genügender Reservenahrung versehen und mit gutem Wurzelwerk die Ausbildung des oder der Stengel durch Bildung verlängerter Stengelglieder einzuleiten.

Geschieht aber die Aussaat in den bereits zu stark erwärmten Boden, so geht die Keimung oft sehr schnell vor sich, und der normale Entwicklungsrhythmus der jungen Pflanze wird von Anfang an gestört. Die ersten Blätter, die sich gleichfalls sehr schnell hintereinander entwickeln, sind gleich durch mehr oder weniger deutliche Stengelglieder voneinander getrennt und bleiben auch fast stets kleiner.

Die starke Verdunstung in der Wärme usw. veranlaßt zugleich eine schnelle Ausbildung der mechanischen Elemente in den noch dünnen Stengeln; das dabei erfolgende Verholzen hindert wieder das normale Dickenwachstum des jungen Stengels.

Die ganze Entwicklung solcher Pflanzen läßt im allgemeinen die Neigung zur schnellen Anlage von Blüten erkennen. An den meist wenig verästelten niedrigen Stengeln einjähriger Arten entstehen sehr oft an den zu spät gesäten Pflanzen bereits Blütenknospen, wenn die zu normaler Zeit im Frühjahr gesäten noch mit dem Aufbau ihres kräftig verzweigten vegetativen Pflanzenkörpers beschäftigt sind.

Wohl am auffälligsten läßt sich diese Erscheinung bei einjährigen Sommerblumen beobachten, z. B. bei den Gartenastern *(Callistephus sinensis)*. Diese werden oft noch nachträglich auf kahl gebliebene oder nach der Frühlingsflora nochmals bestellte Beete gesät. Es entwickeln sich dann einstengelige, oft kaum über 10 cm hohe Pflanzen, die meist nur einen kleinen Blütenkopf oder später vielleicht noch einige schwächliche erzeugen. Die Blüten öffnen sich oft schon Ende Juni oder Anfang Juli, wenn die zu normaler Zeit gesäten noch keine Knospen haben. Ebenso verhalten sich Levkojen, *Nemophila*, *Zinnia*-Arten und viele andere einjährige Kompositen u. a.[2])

Im Urwalde von Bialowies kommen zwei Formen der *Cardamine impatiens* zahlreich vor; die normale zweijährige und eine rosettenlose dünnstengelige

[1]) Johannsen, W., Studier over Planternes periodiske Livs yttringer I. K. Danske Vidensk. Selsk. Skr. 6, r. nat. math. Afd. VIII, 5, 275. 394; vgl. Bot. Jahresber. 1897, 1.

[2]) Nach Beobachtungen von Oberinsp. C. Peters, 5. Aufl. des Handbuchs 647.

Spätsommerform. Diels[1]) gibt zahlreiche Beispiele frühblühender Jugendformen, die im wesentlichen durch die Begünstigung der Blühreife durch Trockenheit (Blütendrang) oder Störung der vegetativ förderlichen Ernährung veranlaßt werden. Bei der verspäteten Saat liegt der letztere Fall vor. Oberinspektor Peters macht darauf aufmerksam, daß, wenn die verspätet keimenden Pflanzen ihre dünnen Stengel frühzeitig verholzen, oft schon nur wenige Zentimeter hohe Pflanzen nicht mehr verpflanzbar sind; sie haben die Fähigkeit, in die Dicke zu wachsen und kräftig neue Wurzeln zu bilden, verloren, was sonst bei nur älteren Exemplaren der Fall ist.

Die in der Natur nicht selten beobachtete Ausbildung einer zweiten (Sommer-) Generation einjähriger oder besonders einjährig überwinternder Pflanzenarten wird eine jener artbildenden Kräfte durch Saisondimorphismus (Wettstein) sein. Jedenfalls lassen sich zwischen den völlig gesunden und fruchtbaren Sommerzwergen der Spätgeneration und den krankhaft geschwächten Spätlingen alle Übergänge finden.

Hierher zu rechnen sind die bei uns nicht selten zu beobachtenden Erscheinungen, daß Gemüsepflanzen, welche zu spät im Jahre ausgesät werden, mit der Entwicklung ihrer vegetativen Organe zu schnell in die heiße, trockene Jahreszeit kommen. Der Laubkörper wird hart, und die parenchymatischen Anschwellungen werden schnell holzig. Einjährige Samenträger (Getreide, Sommerblumen) werden notreif (S. 436). Erbsen werden bei zu später Aussaat sehr leicht vom Rost befallen. Daß die Turgeszenz der Gewebe bei zu hoher Temperatur abnimmt, hat bereits Kraus[2]) ausgesprochen.

Die Folgen einer Verspätung in der Bestellzeit sind schon durch Versuche von Fr. Haberlandt[3]) und H. Thiel[4]) gezeigt worden. Haberlandt führte Versuche mit den vier Sommergetreidearten durch, von welchen an jedem 1. und 15. der Monate April, Mai und Juni eine Aussaat auf ein 3 qm großes Beet erfolgte: Die Erntemengen nahmen bei allen Sommergetreidearten um so mehr ab, je später sie ausgesät worden waren (S. 337 ff.).

Auch Versuche von Hellriegel[5]) zeitigten ähnliche Ergebnisse.

Fehlschläge beim Antreiben von Blumen bei zu hoher Temperatur

An dieser Stelle sei auf bestimmte Fehlschläge beim Antreiben von Blumen in der Gärtnerei hingewiesen (S. 374). So können die Blütenschäfte mancher frühen Tulpensorten vor Entfaltung der Blüte umknicken. Graebner[6]) schreibt: „Unterhalb des Knotens, aus dem bei diesen Sorten (mehrere Zentimeter über dem Zwiebelhalse) die Blätter entspringen, zeigt sich eine glasige, 1—2 cm lange Stelle, die durch ihr allmähliches Erweichen das Umknicken veranlaßt. Die

[1]) Diels, L., Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich. Berlin 1906.

[2]) Kraus, Molekularkonstitution des Protoplasmas. Flora 1877, 534.

[3]) Haberlandt, Fr., Die Beziehungen zwischen dem Zeitpunkt der Aussaat und der Ernte beim Sommergetreide. Österr. landw. Wochenbl. 1876, Nr. 3; 1877, Nr. 2.

[4]) Thiel, H., Über den Einfluß der Zeit der Aussaat auf die Entwicklung des Getreides. Ref. in Biederm. Centralbl. f. Agrikulturchemie 1873, 47.

[5]) Hellriegel, Grundlagen des Ackerbaues. 1883, 352.

[6]) 5. Aufl. d. Handb. 650.

Untersuchung ergab reichliche Stärkefüllung des gesamten Zwiebelkörpers bei ungewöhnlicher Menge von Peroxydasen. Bei der Treiberei erwies sich aber, daß bei der hohen Wärmesteigerung die Stärke nur ungenügend gelöst, also zu wenig Baumaterial den aufgeschossenen oberirdischen Teilen zugeführt wurde. Das inhaltsarme Markgewebe des Schaftes war bei der schnellen Streckung an den glasigen Stellen gerissen. Zwiebeln derselben Sendung, welche einige Wochen später, also der natürlichen Entwicklungszeit näher, unter denselben Wärmegraden zum Treiben aufgestellt wurden, entfalteten sich normal ... Man sieht also, wie je nach Witterung des Vorjahres und der Beschaffenheit der Zwiebeln dieselbe Treibhaustemperatur einmal günstig, einmal ungünstig wirken kann ... Bei Maiblumen äußert sich derselbe Zustand ungewöhnlich reicher Stärkeschoppung bei unzulänglichem Vorrat an stärkelösenden Enzymen in mangelhafter Entfaltung der Blütentrauben." Es zeigt sich aber auch oft bei Blumenzwiebeln, „daß bei Anwendung der üblichen Wärmegrade die Blüten sich nur ungenügend aus der Zwiebel hervorschieben und letztere zu faulen beginnen. Dieselben Zwiebeln, später als gewöhnlich zur Treiberei aufgesetzt und bei geringerer Wärme kultiviert, geben aber vollkommene Blüten". Je näher die Pflanzen noch dem Zustande der „Hauptruhe" sind, desto mehr ergibt — das gilt nicht nur für Zwiebelgewächse — „die erhöhte Temperatur krankhafte Zustände; es treibt nur ein Teil der Knospen aus, die Knospen schlagen zum Teil fehl, die Achsen zeigen Verkrümmungen, Aufbeulungen usw. Je höher die Treibtemperatur, desto stärker diese Erscheinungen". Ruhende Knospen schlagen im Warmhaus um so rascher aus, je länger sie vorher im Freien niederen Temperaturen ausgesetzt waren. Molisch schreibt: „Zweige von *Syringa vulgaris* und *Salix caprea* treiben, wenn sie schon anfangs Oktober ins Warmhaus gestellt werden, selbst im März noch nicht aus, andere werden, wenn sie früh angetrieben und dauernd warm gehalten werden, geschädigt oder getötet. Hingegen treiben sehr viele Pflanzen sehr willig, nachdem sie längere Zeit der Kälte ausgesetzt waren" [1]) (S. 374).

Schädliche Wirkung zu großer Strahlungswärme

Viele Schäden, die durch zu hohe Wärme hervorgerufen werden, lassen sich von jenen infolge zu starker Sonnenbestrahlung nicht trennen. Es muß im einzelnen aber oft dahingestellt bleiben, ob zu große Lichtmengen, zu hohe Temperaturen oder austrocknende Wirkungen die eigentlichen Ursachen der durch übermäßige Bestrahlung hervorgerufenen Krankheitsbilder darstellen. Im Abschnitt „Lichtüberfluß" finden sich auf S. 331 ff. verschiedene Blattverfärbungen behandelt, an die sich zum Teil ähnliche Erscheinungen anschließen, bei denen der Sprachgebrauch von Verbrennungen der Blätter u. dgl. spricht und dadurch andeutet, daß man in zu hoher Erhitzung der Blätter die Ursache bestimmter Erscheinungen sieht. Diese sind im Abschnitt „Hitze" behandelt, soweit sie nicht als vorwiegend durch Trockenheit und Wassermangel bedingte Erscheinungen erkannt und deshalb in den dafür einschlägigen Abschnitt (vgl. S. 424 ff.) eingereiht sind.

Die Herkunft des Saatguts und dergleichen

Die Herkunft des Saatgutes spiegelt sich im späteren Verhalten der Pflanzen wider. Italienischer oder südfranzösischer Rotklee beginnt in seiner Heimat

[1]) Molisch, Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. Jena 1916.

viel zeitiger im Frühjahr zu wachsen und auszutreiben als deutscher Rotklee in Deutschland. Kommt der italienische Rotklee nördlich der Alpen zum Anbau, so beginnt er entsprechend seinen erworbenen Entwicklungsrhythmen an warmen Frühlingstagen schon frühzeitig seine Vegetation und erliegt dann häufig den folgenden Kälterückschlägen, wobei er sich als sehr wenig widerstandsfähig gegen Pilzkrankheiten erweist. Umgekehrt verhalten sich nordische Herkünfte und solche aus dem nördlichen, mittleren und östlichen Rußland. Sie sind winterfest, aber zögern oft bis in den Mai hinein mit dem Einsetzen ihres Wachstums, wodurch sie in den Erträgen gegenüber deutschem Saatgut zurückbleiben. Solche „Spätklees" sind in Mitteleuropa dort nicht am Platz, wo man auf zwei bis drei Schnitte rechnen muß. Beim gelegentlichen „Auswintern" heimischer Saaten spielen parasitäre Komponenten (Kleekrebs) herein. Erwähnt sei, daß L. Hiltner[1]) als mitwirkende Ursache der Anfälligkeit eine Divergenz der Ernährung unter bestimmten Witterungsverhältnissen des Frühjahrs für möglich hielt, die dadurch zustande kommt, daß die biologischen Vorgänge im Boden und jene der Stickstoffsammlung mit dem Erwachen der Kleepflanzen nicht Schritt halten, weil die notwendigen Temperaturbedingungen erst auf einer Seite gegeben sind.

Die Herkunft des Saatgutes spielt natürlich nicht nur beim Rotklee sondern bei fast allen Kulturpflanzen, im engeren Sinne der Samenkontrolle besonders bei der Luzerne, manch anderen Kleearten und Futterpflanzen und bei den Gräsern eine Rolle. So soll nordamerikanischer Wiesenschwingel zwar in seinen Erträgen bei Anbau in Deutschland befriedigen, aber besonders rostanfällig sein. Hier kann auf Einzelheiten nicht eingegangen, sondern muß auf die einschlägige Literatur[2]) verwiesen werden.

---

[1]) Vgl. Hiltner, E., Die Phänologie und ihre Bedeutung. Freising, Datterer 1926, 25.

[2]) General Seed Bibliography, hrsg. von Dr. J. Frank and Miß W. H. Bruijning, Typewritten and mimeographed in Wageningen. Rijksproefstation voor Zaadkontrôle, Holland. I. Bd. 1931. Ergänzungen (auch alte Lit.) erscheinen fortlaufend; Busse, W., Die Luzerne in Turkestan. Tropenpflanzer 1925; Degen, A. v., u. Villax, E., Über den Anbauwert des wolhynischen Rotklees. Különlenyomat a Kisérletügyi Közlemények XXXV, 1932; Petersen, K. Dorph, u. Lauesen, Dora, Neuere Arbeiten über Herkunft. Untersuchungen von Weißkleeproben dänischer und ausländischer (besonders polnischer) Herkunft. Mitt. d. Intern. Vereinigung für Samenkontrolle Nr. 15—17, 1931; Francois, L., La Détermination de la provenance des semences. Compt. rend. de l'Associat. Intern. d'Essais de Semences 1925; ders., La provenance des semences. Ann. de la science agronomique 1927 u. 1928; Gentner, G., Beiträge zu einer Monographie der Provenienzen der Klee- und Grassaaten. Mitt. der Intern. Vereinigung für Samenkontrolle. Neue Folge. Kopenhagen, Bd. I, Nr. 1, Okt.—Dez. 1925; Nr. 15—17, 1931; Nr. 2, 1932; ders., Bayerische Leinsaaten. Faserforschung 1922, III. Bd., 4. H.; ders., Anbauversuche und Herkunftsbestimmungen der Klee- und Grassaaten. Mitt. d. Vereinig. d. Samenhändler d. Deutschen Reiches I, 1927, Nr. 3, 59; ders., Über südafrikanische Luzerne. Pr. Bl. f. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz IV, H. 6, 1926/27; ders., Anbauwert russischer Kleesaaten in Mitteleuropa. Pr. Bl. f. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz, Neue Folge VIII, H. 10, 1931/32; Lengyel, Géza, Ergebnisse von Provenienzuntersuchungen an ungarischen Luzernesamen. Különlenyomat a Kisérletügyi Közlemények XXXII, 1929; Hiltner, L., Über den Anbauwert von Luzerne verschiedener Herkunft, insbesondere der Turkestaner Luzerne. Pr. Bl. f. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz 1908, 116; ders., Die Beurteilung des Saatgutes von Klee, Getreide und Kartoffeln nach seiner Herkunft. Vortr. auf der 46. Wanderversamml. bayer.

Samenkontrollstationen untersuchen die Klee- und Grassamen nicht nur auf Keimfähigkeit, Reinheit und Unkrautbesatz, sondern auch auf Herkunft. Bei entsprechendem Befund werden die Säcke mit amtlichem Attest und Plombe versehen. Durch diese „Sackplombierung", die L. Hiltner, angeregt durch ähnliche Maßnahmen in Schweden, im Jahre 1912 innerhalb Deutschlands zuerst in Bayern einführte, ist dem Landwirt die Möglichkeit gegeben, für seine Gegend geeignetes Saatgut zweifelsfrei zu kaufen.

Auch der Entwicklungsrhythmus mancher ausdauernden Pflanzen, Sträucher und Bäume verrät, daß sie anderen Klimaverhältnissen entstammen. Ein Beispiel ist die Robinie, *Robinia pseudacacia*: sie entfaltet ihre Blätter in Deutschland erst dann, wenn sich schon fast alle anderen Bäume belaubt haben, im Herbst aber bleiben ihre Blätter auffallend lange grün und fallen häufig erst ab, wenn sie erfroren sind. Man hat den Eindruck, die Robinie wird mit dem Abschluß ihrer Vegetation nicht fertig. Der Gedanke liegt nahe, daß hier auch Zusammenhänge mit ihrer Neigung zur Chlorose vorliegen (S. 352). Koppelungen von Temperatur und Lichtwirkungen lassen sich hier nicht trennen.

Der späte Laubabfall mancher Baumarten kann zu größeren Schädigungen führen, wenn schon sehr frühzeitig stärkere Schneefälle einsetzen. Die noch belaubten Zweige und Äste vermögen die Last des meist nassen und schweren Schnees nicht zu tragen und brechen ab. So litt im Herbste 1931 neben *Robinia pseudacacia* besonders auch die Pyramidenpappel, *Populus nigra italica*, unter Schneebruch.

Abhängigkeit des Gehaltes der Pflanzen an Ölen, Aroma-, Duft- und medizinisch wirksamen Stoffen vom Klima

Wenn auch außerhalb des Rahmens pathologischer Vorgänge liegend, so sei hier doch auf die Forschungen Ivanows über die Beeinflussung chemischer Tätigkeit der Pflanzen durch das Temperaturklima hingewiesen.[1]) Ivanow

Landwirte in Landau am 29./30. V. 1911. Gedruckt Speyer a. Rh. 1911; ders., Anbauversuche mit verschiedenen Arten und Sorten von Luzerne. Pr. Bl. f. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz 1912; ders., Über die diesjährigen Auswinterungsschäden bei Klee und Roggen. Pr. Bl. f. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz 1913, 54 u. 91; ders. u. Gentner, G., Über den Anbauwert ostrussischen Einschurklees. Pr. Bl. f. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz 1913, 149; Iffland, Ther., Beiträge zur Kenntnis einiger Luzerneherkünfte mit besonderer Berücksichtigung des Samenertrags. Inaug.-Diss. Jena 1930; Klapp, W., Neuere Erfahrungen über verschiedene Luzerneherkünfte unter besonderer Berücksichtigung des Samenbaues. Vortr. geh. i. d. 8. Gen.-Vers. der Arbeitsgemeinschaft altfränkischer Luzerne. 1932; Klinkowski, M., Beiträge zur Biologie der Luzerne. Arch. f. Pflanzenbau 6. Bd., 1. H., 1931, 142—164; ders., Die biologische Stellung der Luzerne im Spiegel der Weltwirtschaft. Arch. f. Pflanzenbau 9. Bd., 2. H., 1932; Lehmann, E., u. Aichele, Fr., Keimungsphysiologie der Gräser. Stuttgart 1931; Scheibe, A., Das Keimpflanzenwachstum des Hafers in seiner Abhängigkeit von der physiologischen Konstitution des Saatgutes. Arch. f. Pflanzenbau 9. Bd., 2. H., 1932; Stebler, F. G., u. Schröter, C., Die besten Futterpflanzen. 3. Aufl. Bern 1902; Anbauversuche mit Rotklee. Arb. d. D. L. G. H. 83, 1903.

[1]) Ivanow, S., Die Klimate des Erdballes und die chemische Tätigkeit der Pflanzen. Fortschritte d. naturw. Forschung. Neue Folge 1929, H. 5, 1—39; ders., Die Faktoren des Ölbildungsprozesses in der Pflanzenwelt. Abh. d. d. Allun. Kongr. f. Gen., Sel., Samen- u. Rassenviehzucht 3, 1929, 245—256 mit deutscher Zusammenfassung.

untersuchte die Zusammensetzung pflanzlicher Öle und fand, daß diese bei derselben Pflanzenart je nach Klima des Anbauortes großen Schwankungen unterliegen kann. So enthielten die Samen von *Linum usitatissimum*, dessen Saatgut derselben Reinzucht entstammte und in verschiedenen Gegenden Rußlands angebaut worden war, in nördlichen Gegenden Rußlands viel Linolensäure und wenig Ölsäure, während in südlichen Gegenden das Verhältnis der beiden Komponenten das umgekehrte war. Ebenso nimmt der Gehalt an Linolensäure im kälteren Gebirgsklima und in der Richtung größerer Kontinentalität des Klimas nach Innerasien von West nach Osten zu, der Gehalt an Ölsäure aber ab. Ivanow führt die vermehrte Linolensäurebildung auf Kälteeinflüsse während der Nächte zurück und sieht darin einen Kälteschutz. Auch durch künstliche Abkühlung von Vegetationsversuchen mit Lein während der Nächte in der Reifezeit wurde der Gehalt an Linolensäure gesteigert. Bei geringen Tag- und Nachtschwankungen der Temperatur wiegt die Bildung von Glyzeriden gesättigter Eruka-, Öl- und Rizinolsäure, bei starken Temperaturschwankungen jene von Linol- und Linolensäure vor. Letztere sind die trocknenden Öle, und ihr Vorwiegen macht Leinöl wertvoller. Merkenschlager[1]) zieht in einer Besprechung dieser russischen Arbeiten den Vergleich mit dem hohen Gehalt an Duftstoffen des Weins nahe der Nordgrenze seines Anbaugebietes, wie z. B. an Mosel und Rhein, und spricht vom Aroma als dem Produkt der Hemmungen: Damit ist aber das Gebiet der Stoffwechselpathologie zum mindesten gestreift. Für den Pflanzenbau und den Pflanzenschutz bedeutet dies einen wichtigen Hinweis, nicht über den Kalorienwerten erzeugter Nahrung deren von Klima und Landschaft bedingten Charakter zu vernachlässigen. Der Duft des schönsten kalifornischen Obstes kann sich mit dem Aroma des in rauherer deutscher Landschaft gewachsenen Obstes nicht messen. Sellerie, der in ganz Europa, vom Kaukasus bis Vorderindien und in Afrika gezogen wird, übertrifft in Finnland, wenn er auch kleiner und unansehnlicher bleibt, doch den in wärmeren Gegenden herangemästeten um ein Vielfaches an Würzekraft.[2]) Der Wacholder ist in Norwegen viel reicher an Öl als in Zentraleuropa; Zwiebel und Knoblauch sind in Norwegen ungemein scharf, Erdbeeren sauer, aber aromatisch. Auch die Pflaumen bleiben im Norden oft sauer, so daß sie gegenüber den aus südlichen Gegenden stammenden Früchten als unreif erscheinen. Der Zuckergehalt der Früchte nimmt nach Norden hin ab, das Aroma dagegen zu. Die Ursachen der Aromabildung und dergleichen werden im einzelnen verschieden sein, doch spielen Licht- und Temperatureinflüsse wohl eine ausschlaggebende Rolle. Es ist daran zu denken, daß neben hohen Lichtmengen, die eine starke Erzeugung von Kohlehydraten begünstigen, die Einflüsse niederer Temperaturen entweder überhaupt oder während der Nacht bedingen, daß die Veratmung des Zuckers zum Teil nur unvollständig erfolgt und als Aromastoffe wirksame Säuren usw. als Zwischenprodukt entstehen. Man hat nach Sorte und Varietät gleiche Lavendelpflanzen aus England in die Provence gebracht, aber die Feinheit des in England erzeugten Lavendelöles wurde trotzdem in der Provence nicht erreicht: man

[1]) Merkenschlager, F., Angew. Bot. XII, 1930, 67. Vom Spalter Hopfen. Tagesztg. f. Brauerei 1929, Nr. 264.

[2]) Hansen, C., Der Sellerie. Gartenflora 1902, 18.

konnte die Pflanzen, aber nicht das Klima verpflanzen. Umgekehrt enttäuscht in England die Qualität der Walnüsse.[1]) Ob der Versuch, durch Aussaat von Nüssen aus den verschiedensten Weltgegenden zu Bäumen zu kommen, die bessere Nüsse tragen, erfolgreich bleibt, muß auf jeden Fall nach den Forschungsergebnissen Ivanows fraglich erscheinen. Der hohe Aromawert des Hopfens in den Edelhopfengebieten geht beim Anbau unter anderen Klimaeinflüssen verloren. So nimmt nach Merkenschlager Spalter Hopfen beim Anbau im Berlin-Dahlemer Versuchsgarten zwiebelartigen Geschmack an. Hecht, Himmelbauer und Koch prüften die Beeinflussung des Gehalts von Medizinalpflanzen an wirksamen Stoffen auf der Schatzalp (1868 m über dem Meere) bei Davos und in Korneuburg (167 m) bei Wien.[2]) Bei einigen Versuchen wurden Bodeneinflüsse durch Erdaustausch der Kritik zugänglich gemacht. Der Prozentgehalt an wirksamen Stoffen war auf das Erntegewicht bezogen im alpinen Klima fast durchwegs niedriger als in Korneuburg, die Drogenernte auf gleicher Bodenfläche aber fast durchwegs größer. Dadurch ergab sich, daß — mit einigen Ausnahmen — die technisch-pharmazeutische Ausbeute bei den geprüften Glykosidpflanzen auf der Schatzalpe höher, bei Alkaloidpflanzen zum Teil schwächer *(Datura)*, zum Teil viel größer *(Aconitum rapellus)*, bei Pflanzen mit ätherischen Ölen bei *Valeriana officinalis* größer und bei *Mentha piperita* niedriger war als im Tiefland.

Daß bei den genannten Gehaltsschwankungen an chemischen Stoffen nicht nur Temperatureinflüsse, sondern je nach Pflanzenart auch solche des Lichtes (S. 331), der Luftfeuchtigkeit und dergleichen mitspielen, ist selbstverständlich, aber in den Einzelheiten selten eingehend erforscht.

Der Kreislauf des Wassers

Klimatologische und meteorologische Hinweise

Der Kreislauf des Wassers auf der Erde, Verdunstung und Niederschlag, wird durch die ungleiche Verteilung von Land und Meer, durch vorherrschende Windrichtungen, durch den Einfluß kalter oder warmer Meeresströmungen, durch das Relief der Erdoberfläche, vor allem durch höhere Gebirge, durch die Art des Bodens und der Vegetationsdecke und dgl. mehr in so mannigfacher Weise beeinflußt und in bestimmte Richtungen gelenkt, daß die zonenmäßige Gesetzmäßigkeit nach Breitengraden noch wesentlich mehr Abwandlungen erfährt, als das mit dem Kreislauf des Wassers eng verknüpfte Temperaturklima der Erde. Darauf, wie sich die Niederschläge nach Dauer und Ergiebigkeit im Einzelfall, nach Form, wie Schlagregen, Rieselregen, Schnee, Hagel, Nebel und Tau, nach Gesamtmenge, nach jahreszeitlicher oder täglicher Periodizität geographisch auf die verschiedenen Landstriche der Erde verteilen, kann hier nicht eingegangen werden. Es sei aber darauf hingewiesen, daß Köppen in seinem

---

[1]) Taylor, H. V., Eine Untersuchung englischer Wallnüsse. The Journ. of the Ministry of Agr. 36, 1929, 550.

[2]) Hecht, W., Himmelbauer, W., u. Koch, W., Versuche über den Einfluß der Höhenlage auf Ertrag und Gehalt einiger Arzneipflanzen. Heil- u. Gewürzpfl. 14. Bd., 1932, 121—148 (mit zahlr. Lit.).

Werke „Die Klimate der Erde“[1]) wertvolles meteorologisches Material gesammelt und nach solchen Gesichtspunkten zusammengestellt hat, daß seine Verwendung auch für die Beurteilung pflanzenökologischer Fragen allgemeiner Natur wertvolle Hinweise bietet. Freilich vermögen die verschiedenen meteorologischen Angaben über Niederschlagshöhe, Luftfeuchtigkeit, Temperatur und dgl. die Fragen, die sich vom Standpunkt der Pflanzenphysiologie und -pathologie ergeben, nur zum Teil und oft nur andeutungsweise zu beantworten, da sie nicht ohne weiteres erkennen lassen, ob die Bedingungen, welche eine Pflanzenart zur Aufrechterhaltung ihres Wasserhaushaltes stellt, erfüllt sind. Die Feuchtigkeitsverhältnisse einer Gegend sind abhängig von den Beziehungen zwischen Niederschlag einerseits und Abfluß und Verdunstung anderseits. Sind schon die gemessenen Niederschlagswerte ungenau, weil sie die als Tau aus der Atmosphäre niedergeschlagenen Wassermengen nicht berücksichtigen, so fehlen bezüglich der beiden anderen Faktoren genaue Angaben meist vollständig. Da die Aufnahmefähigkeit der Luft für die Wasserverdunstung aber mit steigender Temperatur zunimmt, lassen sich durch Inbeziehungsetzen von Niederschlagsmengen und Temperatur Anhaltspunkte gewinnen. Das hat R. Lang[2]) getan, indem er die jährlichen Niederschlagsmengen durch die mittlere Jahrestemperatur über 0° C dividierte und die so gewonnenen Werte als „Regenfaktor“ bezeichnete. Lang teilt die Klimagebiete nach dem Regenfaktor in folgender Weise ein:

Regenfaktor			
	0—20	Wüsten	arides Klima (Niederschlag < Verdunstung = Verwitterungsprod., Salze bleiben erhalten)
	20—40	Halbwüsten	
	40—60	Steppen und Savannen	humides Klima (Niederschlag > Verdunstung = Abfluß-Auswaschung)
	60—100	leichte Wälder	
	100—160	Hochwälder	
	über 160	Heiden und Tundren	perhumides Klima

Lang ist zu dieser Aufstellung von seinen bodenkundlichen Forschungen aus gekommen und hat eine weitgehende Beziehung zwischen Regenfaktor und den klimatisch bedingten Bodentypen gefunden, betont jedoch, daß andere Ursachen aklimatische Entwicklungen bedingen können. Für den Wasserhaushalt der Pflanze spielt aber die jahreszeitliche Verteilung der Niederschläge und gegebenenfalls von Trockenperioden eine ausschlaggebende Rolle. Ein Regenfaktor zwischen 40—60 wird sich im ozeanischen Klimagebiet mit hoher Luftfeuchtigkeit und mehr oder weniger gleichmäßig über das ganze Jahr verteilten Niederschlägen ganz anders auf die Pflanzenwelt auswirken als im Binnenlandklima mit sommerlichen Trockenperioden. Dabei braucht während letzterer im kontinentalen Gebiet der Regen keineswegs zu fehlen, aber er fällt selten (in der Ebene), dann aber meist in größerer Stärke bei kürzerer Dauer. Die Verdunstung ist infolge der hohen sommerlichen Tagestemperaturen und infolge der

[1]) Verlag W. de Gruyter. Berlin u. Leipzig 1923. Neue Auflage mit neuem Titel „Grundriß der Klimakunde“ 1931.

[2]) Lang, R., Verwitterung und Bodenbildung als Einführung in die Bodenkunde. Stuttgart 1920.

trockenen Luft eine schnelle. A. Meyer[1]) hat an Stelle des Langschen Regenfaktors den sogenannten N-S-Quotienten aufgestellt, bei dem die Temperatur durch das Sättigungsdefizit ersetzt ist. Der N-S-Quotient soll auch bei der klimatischen Charakterisierung der Unterschiede solcher Gebiete, wie Nordwest- und Nordostdeutschland, bei denen der Regenfaktor versagt hat, befriedigen.[2])

Zwischen Küstenklima mit feuchten Seewinden und dem extremen Binnenlandklima gibt es alle Übergänge, die jedoch infolge der Störung durch Gebirge nicht gleichmäßig verlaufen. Die windbewegten Luftmassen steigen an den Bergen in die Höhe, durch Abkühlung tritt Nebel- und Wolkenbildung ein, und die mitgeführte Feuchtigkeit wird als Regen abgegeben. Das Klima der Luvseite der Gebirge wird regenreicher, ozeanischer, das der Leeseite regen- und wolkenärmer, kontinentaler. Ein Teil der Niederschläge (nach Brückner und Wüst $\frac{1}{3}$ [3])), fließt durch Flüsse und Ströme ins Meer ab, ein anderer Teil ($\frac{2}{3}$) verdunstet wieder. Mit zunehmender Entfernung vom Meer entstammt daher die Luftfeuchtigkeit und damit das Wasser des Regens überwiegend dem in der weiteren Umgebung wieder verdampften Wasser. Im Winter, in dem infolge der Kälte wenig Wasser verdunstet, sind auch die Niederschläge im Binnenland gering.

Je tiefer die Temperaturen liegen, desto weniger Wasser enthält die Luft. Denn ein Kubikmeter Luft kann je nach Temperatur nur begrenzte Mengen Wasser in Gasform enthalten; hat er z. B. bei 0^0 = 4,9 g, bei 8^0 = 8,2 g, bei 10^0 = 9,5 g, bei 30^0 = 30,1 g Wasser aufgenommen, so ist die Luft wassergesättigt. Jenen Prozentsatz dampfförmigen Wassers, den sie von der bei einer gegebenen Temperatur höchstmöglichen Menge enthält, bezeichnet man als relative Feuchtigkeit, die praktisch der Dampfspannung gleich ist. Ein absoluter Wasserdampfgehalt von 9,5 g/cbm bei 10^0 wird also bei einer Abkühlung der Luft auf 8^0 schon zur Ausscheidung von flüssigem Wasser (Wolken-, Regenbildung) führen, bei einer Erwärmung auf 30^0 hingegen kaum ein Drittel der dampfförmig aufnehmbaren Wassermenge darstellen, so daß sich ein großes Sättigungsdefizit der Luft ergibt. Ist im ersten Fall infolge der Unfähigkeit der Luft, noch mehr Wasser aufzunehmen, die Verdunstung und auch die dampfförmige Wasserabgabe der Pflanzen nahezu unmöglich, so ist sie im zweiten Falle naturgemäß außerordentlich groß, soweit die Pflanzen nicht durch transpirationshemmende Einrichtungen dagegen geschützt sind. Infolge ihrer Abhängigkeit von der Temperatur unterliegt die Dampfspannung bzw. die relative Feuchtigkeit der Luft täglichen Schwankungen zwischen Tag und Nacht, die um so größer sein werden, je größer die täglichen Temperaturdifferenzen sind. Im maritimen Klimagebiet ist die relative Feuchtigkeit der Luft auch zur Zeit des mittäglichen Temperaturmaximums im allgemeinen noch verhältnismäßig hoch, so daß der nicht allzu große Temperaturabfall bis zum Minimum am Ende der Nacht genügt, um die Luftfeuchtigkeit dem Sättigungspunkte nahe zu bringen. Im kontinentalen Klimagebiet hingegen, wo die hohen mittäglichen bis nachmittäglichen ($2-3^h$) Temperaturmaxima zu einem großen Sättigungsdefizit, zu großer Lufttrocken-

[1]) Meyer, Alfr., Über einige Zusammenhänge zwischen Klima und Boden in Europa. Chem. d. Erde 2, 1926, 209.

[2]) Vgl. Albert, R., Regenfaktor oder N-S-Quotient. Chem. d. Erde 4, 1928, 27.

[3]) Zit. n. Köppen, Die Klimate der Erde. 1923, 68.

heit führen, sind die Temperatursenkungen während der Nacht infolge der meist unbehinderten Ausstrahlung bedeutend, so daß auch hier das Sättigungsdefizit der Luft nachts sehr verringert wird. Da sich aber infolge der Ausstrahlung bei klarem Himmel die Oberflächen der Körper und auch der Pflanzen noch wesentlich weiter abkühlen als die Luft, so kann an ihnen der Taupunkt erreicht werden, das heißt jene Temperatur, bei der sich Wasser an den kalten Oberflächen aus der Luftfeuchtigkeit kondensiert. Verschiedene Angaben über die Taumengen selbst in ausgesprochenen Trockengebieten sprechen dafür, daß auch dort infolge der großen täglichen Temperaturschwankungen, der meist sehr starken Ausstrahlung und der verhältnismäßig tiefen nächtlichen Abkühlungen durch Taubildung ein, wenn auch begrenzter Ausgleich geschaffen wird für fehlende Niederschläge. In den afrikanischen Savannen kommt es während der regenlosen Zeit nachts häufig nicht nur zur Taubildung, sondern sogar zur Bildung dichter nässender Nebel. Daß der Tau, sowohl was seine Menge als auch was seine Bedeutung für den Wasserhaushalt der Pflanzen anlangt, bisher, wie die Messungen Hiltners und Zattlers zeigen, zu Unrecht unterschätzt wurde, mag ein Grund dafür sein, daß meteorologische Bestimmungen seiner Mengen fast völlig fehlen.[1])

Die Taubildung hängt demnach mit der Umkehrung zusammen, welche die Temperaturen der Luft und der Bodenoberfläche im Wechsel von Tag und Nacht erfahren: Bei Tag ist die Temperatur der Erdoberfläche, bei Nacht jene der Luft höher. Diese Tatsache mag zur Erwähnung eines wichtigen klimatischen Gesetzes überleiten, das Köppen folgendermaßen formuliert[2]): „Genügenden Dampfgehalt in der Luft vorausgesetzt, finden wir, wo und wann die Unterlage kälter ist als die unteren Luftschichten — Neigung zu Nebelbildung; wo und wann sie wärmer ist — Neigung zu Regen, Gewitter und Sturm. Da zugleich wegen der leichten Verschiebbarkeit der Luft die Unterschiede in ihrer Temperatur geringer sind als in der Unterlage, so ist die unterste Luftschicht im ersteren Fall kälter, im letzteren wärmer als der Durchschnitt der weiteren Umgebung." Eine stärkere Erwärmung der unteren Luftschichten führt zu aufsteigender Luft, und da dabei eine Erkaltung stattfindet, wird Wolkenbildung und Regen begünstigt. Dies ist z. B. über warmen Meeresströmungen der Fall. Wo hingegen vertikale Luftströmumgen fehlen und Umkehrung der normalen Temperaturabnahme mit der Höhe stattfindet, wie in winterlichen Hochdruckgebieten oder über kalten Meeresströmungen, sind Nebelbildung die Folge. An solchen Küsten, die von kalten Meeresströmungen berührt werden, darf man daher zwar Neigung zur Nebelbildung über dem Meer und einem mehr oder weniger schmalen Küstenstreifen, aber Regenarmut erwarten. Herrschen dabei noch die Landwinde vor, so können dort selbst aride Gebiete bis fast an die Küste reichen (Südwestafrika, trockene Westküsten des mittl. Südamerika und dgl.). Diese Ausführungen können natürlich nur Andeutungen über die Arten und Wege des Wasserkreislaufs der Erde und die dementsprechend verschiedenen Feuchtigkeitsverhältnisse der einzelnen Gegenden geben. Mehr noch als die Unterschiede in den Temperatur-

[1]) Vgl. Hiltner, E., Der Tau und seine Bedeutung für den Pflanzenbau. Wiss. Arch. f. Landw. A. 3. Bd., 1930, 1—70. Zattler, F., Agrarmeteorol. Beitr. z. Tauproblem. Wiss. Arch. f. Landw. A. 8. Bd., 1932, 371.

[2]) Köppen, W., Die Klimate der Erde. Berlin u. Leipzig 1923.

bedingungen prägen sich die Unterschiede in den Feuchtigkeitsverhältnissen der verschiedenen Landschaften im Charakter der Pflanzenwelt aus. Auffallender sind die Anpassungen der Pflanzenarten an die Feuchtigkeitsverhältnisse des Bodens und der Luft sowie an austrocknende Winde als jene an das Temperatur- und Lichtklima ihres Standortes; scharf unter Umständen die Grenzen, jenseits welcher die innere Organisation einer Pflanzenart in bezug auf das Wasser nicht mehr die Klimabedingungen findet, unter denen sie ihren Wasserhaushalt in der ihr entsprechenden Weise aufrecht erhalten kann.

Physiologische Hinweise

Ökologisch ist das Verhältnis zwischen der Wassermenge, welche die Pflanze durch ihre Wurzeln oder auch durch andere Organe aufnehmen kann, und jener, die sie durch Transpiration oder auf eine andere Weise wieder abgibt — ihre Wasserbilanz —, entscheidend. Die Anpassungen der Pflanzen an den Feuchtigkeitsgehalt des Bodens oder der Luft sind daher, soweit sie den morphologischen Eigenschaften der Pflanze zugehören, zum Teil so charakteristisch, daß sie ohne weiteres äußerlich in die Augen fallen und dem Vegetationsbild einer Landschaft das Gepräge geben können. Neben den morphologischen laufen aber die physiologischen Anpassungen, und vielfach treten die ersteren so zurück, daß das Äußere der Pflanze kaum mehr verrät, ob man es mit einer feuchtigkeits- oder mit einer trockenheitsliebenden Pflanzenart zu tun hat. Als Beispiel sei hier nur der mehr hygrophile Hafer dem mehr xerophilen Roggen entgegengestellt. Die Bezeichnungen Hygrophyten für Pflanzen feuchter, Mesophyten für solche mäßig feuchter und Xerophyten für Pflanzen trockener Standorte stammen von Schimper. Tropophyten nannte er Pflanzen, die im Sommer hygromorph, im Winter aber xeromorph sind, wie die blattabwerfenden Bäume des sommergrünen Laubwaldes. Auch die Koniferen erweisen sich zum Teil als Tropophyten. Nach Iwanow[1]) transpirieren die Koniferen im Winter 300—400 mal schwächer als im Sommer. Durch die zahlreichen Stomata ihrer an sich xeromorphen Blätter transpirieren sie im Sommer sehr stark und stellen hohe Anforderungen an das Wasser, während im Winter, wenn der gefrorene Boden die Wasserversorgung hindert oder erschwert, ihre Stomata geschlossen sind. Wenn auch bei jungen Blättern und bei Pflanzen an feuchten oder schattigen Standorten, Fälle, in denen die Kutikula häufig nur schwach entwickelt ist, die gesamte Blattoberfläche Wasser abgeben kann, so tritt die kutikuläre Wasserabgabe doch meist gegen jene durch die Spaltöffnungen sehr zurück[2]), und im wesentlichen erfolgt die Transpiration durch die Spaltöffnungen. Der Mechanismus der Spaltöffnungsbewegungen durch Änderung des Turgors der Schließzellen gehört ins Gebiet der reinen Physiologie. Die Stomata der meisten Pflanzen schließen sich, wenn das Licht bis zu einem je nach Pflanzenart verschiedenen Grade abnimmt. Lundegardh[3]) stellte wiederholt fest, daß sich die Spaltöffnungen von Kartoffelpflanzen bei klarem, feuchtem Wetter schon zwischen 16 und 17 Uhr schließen. Stålfelt fand bei Fichte und Kiefer an regnerischen Tagen zwischen 17—19 Uhr

[1]) Iwanow, Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. **42**, 1924, 44—210.
[2]) Rudolph, K., Bot. Arch. **9**, 1925, 49.
[3]) Lundegardh, Klima und Boden. Jena 1925.

Spaltenschluß.[1]) Beachtenswert ist die Angabe Loftfields[2]), nach der selbst Mondschein Spaltöffnungsbewegungen auslöst, obwohl er eine CO_2-Assimilation nicht hervorrufen kann. Bei manchen Pflanzen ist es zweifelhaft, ob sie ihre Spaltöffnungen überhaupt schließen.[3]) Nach Lundegardh ist das Verhalten der Spalten „unter natürlichen Verhältnissen die Resultierende von einer Lichtkurve und einer Feuchtigkeitskurve der Bewegungen". Übersteigt an klaren, sonnigen Tagen während des mittäglichen Absinkens der Luftfeuchtigkeit die Transpiration die Wasseraufnahme, so können Verschlußbewegungen einsetzen. Das zeigt gut die obige schematische Darstellung, aus der auch ersichtlich ist, wie verschieden sich die Blätter je nach ihrer Stellung zum Licht und zur Feuchtigkeit der Luft, die innerhalb des Bestandes höher ist, verhalten.

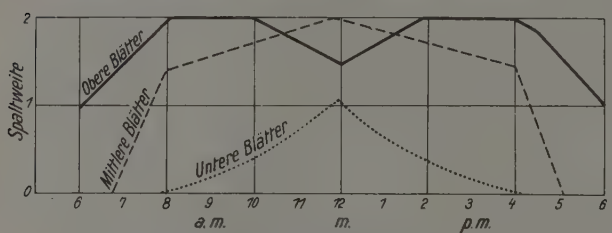


Abb. 60. Der Tagesgang der Spaltöffnungsbewegungen von Kartoffelblättern. Etwas schematisiert.
Nach Lundegardh, 1924 und „Klima und Boden", Jena 1925, 171.

Schattenblätter öffnen ihre Spalten weniger; nach Fr. Weber scheinen sie bei manchen Pflanzen immer verschlossen zu bleiben.[4]) Cribbs[5]) fand, daß die Transpiration unter anderm auch von der Temperatur der Luft und jener des Bodens abhängig ist, und zwar insofern, als sie mit sinkender Bodentemperatur fällt. Loftfield[6]) stellte fest, daß Transpirationsgröße und Öffnungsweite der Stomata einen weitgehenden Parallelismus zeigen. Lundegardh[7]) erwähnt, daß die Stomata in völlig offenem Zustand „sozusagen überdimensioniert sind, das heißt, sie würden einen noch intensiveren Gaswechsel ermöglichen, als was das Blatt normalerweise leistet", und folgert daraus, daß die Pflanze gegen plötzliche Erhöhung der Transpiration, welche die Wasseraufnahme übersteigt, nur schlecht geschützt ist. Er setzt dabei voraus, daß die Verschlußbewegungen nicht schnell genug den geänderten Verhältnissen zu folgen vermögen. Iljin[8]) hat anderseits festgestellt, daß der osmotische Wert der Schließzellen nicht nur außerordentlich große, sondern ganz plötzliche Schwankungen aufweisen kann, die er auf Fermentwirkungen zurückführt. Da Wasserverlust ein Ansteigen des osmotischen Druckes zur Folge hat, sinkt der Dampfdruck und damit die Transpiration schon vor Verschluß der Stomata, wie Shreve bestätigen konnte.[9])

[1]) Stålfelt, Medd. Statens Skogsförsöksanstalt, H. 21, Nr. 5, 1924.
[2]) Loftfield, Carnegie Inst. Washington. Publ. 1921, 314.
[3]) Lundegardh, Klima und Boden. Jena 1925, 168.
[4]) Weber, Fr., Österr. Bot. Zeitschr. **72**, 1923, 43.
[5]) Cribbs, I. E., Bot. Gaz. **68**, 1919, 269; **71**, 1921, 289 u. 300.
[6]) Loftfield, J. V. G., The behavior of stomata. Publ. Carnegie Inst. 1921, 314.
[7]) Lundegardh, Klima und Boden. Jena 1925, 173.
[8]) Iljin, W., Beih. z. Bot. Centralbl. (I) **32**, 1915, 15.
[9]) Shreve, Publ. Carn. Inst. Nr. 194, 1919.

Diese Beziehung bezeichnete Livingston mit „incipient drying".[1]) Die Regelung der Wasserabgabe ist also nicht nur von der Öffnungsbreite der Stomata sondern auch von der Konzentration des Zellsaftes abhängig. Der oft ungeheuerlich hohe osmotische Druck der meisten Wüstenpflanzen[2]) und ihre dementsprechend hohen Saugkräfte lassen sie selbst trockenen Böden noch Wasser entziehen, während dieselbe Ursache die Wasserabgabe herabsetzt. Ähnliche Wirkungen haben Verschleimungen der Oberhautzellen vieler Pflanzen, denn Kolloide geben ihren Wassergehalt nur langsam ab. Bei *Erica carnea*, *Loiseleuria procumbens* und anderen Alpenpflanzen, die infolge verschleimter Zellschichten gegen zu starken Wasserverlust geschützt sind, unterbleibt die Verschleimung, wenn sie in feuchter Luft wachsen. Erwähnt sei auch der Unterschied zwischen Stärke- und Zuckerblättern, zwischen denen und dem Wasserhaushalt der Pflanze nach Stahl wichtige Beziehungen bestehen.[3]) Nach Stahl besitzen fast alle Pflanzen mit lebhafter Wasserdurchströmung Stärkeblätter, jene mit geringer Wasseraufnahme und -abgabe hingegen Zuckerblätter. Bei ersteren habe der Zellsaft niedrige Konzentration und hohe Dampfspannungen, bei letzteren hingegen erhöhe der Zucker die Konzentration und erniedrige so die Dampfspannung und damit die Wasserabgabe. Stärkeblätter besitzen zahlreiche Bäume auf wasserreichen Böden, wie *Salix*, *Populus*, *Fraxinus*, *Ulmus*, *Robinia* und andere, Zuckerblätter die meisten Nadelhölzer, Buche, Eiche und überhaupt die meisten mykorrhizenbesitzenden Bäume, die Orchideen, Enzianarten und so weiter. Zuckerblätter welken schwer, Stärkeblätter leicht. Die Blätter eines Weidenzweiges welken schnell, selbst wenn er in Wasser gestellt ist. Nach Detmer ist die Zuckerspeicherung als Transpirationsschutz durch andere Anpassungen ersetzbar, die Stärkespeicherung zum Teil Anpassung, zum Teil vererbte Eigenschaft. Letzteres gehe daraus hervor, daß die Stärkespeicherung für viele Familien, wie die Solanazeen, Papaverazeen, Kruziferen, Papilionazeen und andere charakteristisch ist. Wenig Stärke speichern die Gramineen, Liliazeen, Palmen, *Oxalis*, *Carex*.[4]) Wenn auch seit Stahl unsere Kenntnisse über die Art der Wasserbewegung in der Pflanze wesentliche Bereicherungen erfahren haben, so sind die von Stahl betonten Beziehungen doch gerade auch für ökologische Betrachtungsweisen wichtig. Es ist für die verschiedenen Pflanzenarten im Rahmen ihrer Umwelt sicher nicht gleichgültig, ob sie ihr Konzentrationsgefälle mehr mit Hilfe von Salzen, von Zucker, mit anderen kristalloiden oder auch kolloiden Stoffen herstellen. So schreibt Merkenschlager[5]), es stehe „vielleicht im Zusammenhang mit dem Salzstoffwechsel der Zuckerrübe, daß sie ihr Konzentrationsgefälle nicht mit Hilfe von Stärke sondern mit Hilfe von Sacharose schafft, die ein größeres Molekül gegenüber der aus den Assimilationsorganen kommenden Glukose hat". Derartige Fragen stehen aber in engster Beziehung mit solchen über den Wasserwechsel der Pflanzen. Gerade auf diesem Gebiete bleibt der

[1]) Livingston, B., u. L., Brown, Bot. Gaz. 53, 1912, 309.
[2]) Fitting, H., Zeitschr. f. Bot. 1911, Bd. II.
[3]) Stahl, Sinn der Mycorrhizenbildung 1901, 55.
[4]) Detmer, Bot. u. Landw. Studien auf Java. 1907.
[5]) Merkenschlager, F., Tafeln zur vergleichenden Physiologie und Pathologie der Kulturpflanzen. Berlin, O. Schlegel 1927.

Physiologie, besonders im Hinblick auf die Pflanzenpathologie, ein weites Forschungsfeld offen.

Da mit abnehmendem Wassergehalt des Bodens die Konzentration der Bodenlösung und damit deren Saugkraft steigt, wird die Wasseraufnahme durch die Pflanzenwurzeln nur so lange aufrecht erhalten werden können, als die Saugkräfte der Pflanze jene des Bodens übertreffen. Nach Walter[1]) prägt sich die Xerophilie der Pflanzen in der Höhe ihres osmotischen Druckes aus. So können die osmotischen Saugkräfte, über die eine Pflanzenart verfügt, über deren ökologische Grenzen entscheiden (S. 461). Aber man kann, zumal schon die Sukkulenten eine Ausnahmestellung einnehmen, nicht ganz allgemein sagen, daß sie allein entscheidend sein müssen. Denn außer dem Bodenwasser steht die Luftfeuchtigkeit und der Tau den oberirdischen Teilen der Pflanze als Wasserquelle zur Verfügung. Daß auch Pflanzen, die keine besonders auffallenden Einrichtungen zur Aufnahme von Wasser durch oberirdische Organe besitzen, durch ihre Blätter Wasser aufnehmen können, steht fest und wurde neuerdings durch Zamfirescu[2]) und Zattler[3]) bestätigt. In welchem Maße aber die einzelnen Pflanzen-

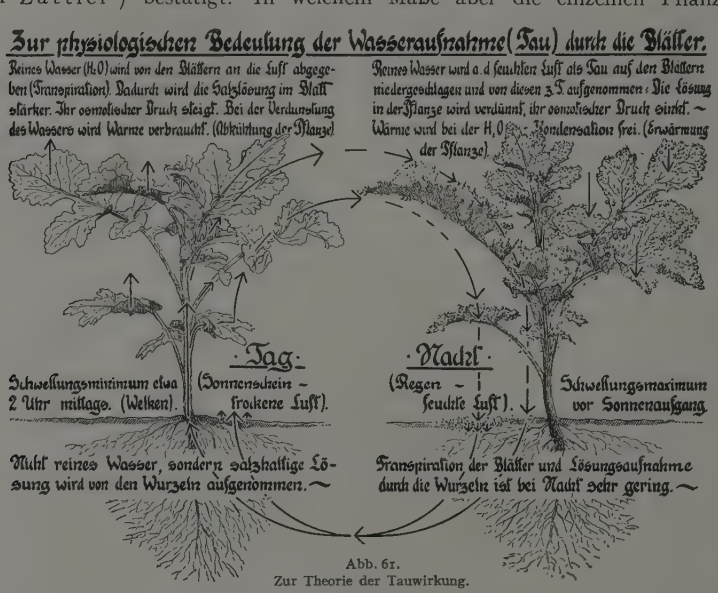


Abb. 61.
Zur Theorie der Tauwirkung.
Nach E. Hiltner: Der Tau u. s. Bedeutung f. d. Pflanzenbau. Wiss. Arch. f. Landw., A, Bd. 3, 1930, S. 42.

[1]) Walter, H., Die Anpassungen der Pflanzen an Wassermangel. Sammlg. Naturwissenschaft und Landwirtschaft H. 9, Freising, Datterer, 1926. 83 ff.; vgl. auch ders., Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologische und ökologische Bedeutung. Unters. über den osmotischen Wert. Jena 1931.

[2]) Zamfirescu, N., Untersuchungen über die Wasserabsorption durch die Luftorgane der Pflanzen. Beih. z. Bull. Min. Agric. si. Domeniilor. 3, Nr. 5/6, 1931.

[3]) Zattler, F., Über die Bildung des Taues und seine physiologische Wirkung auf die Pflanzen, Prakt. Bl. f. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz, 1932/33, 73.

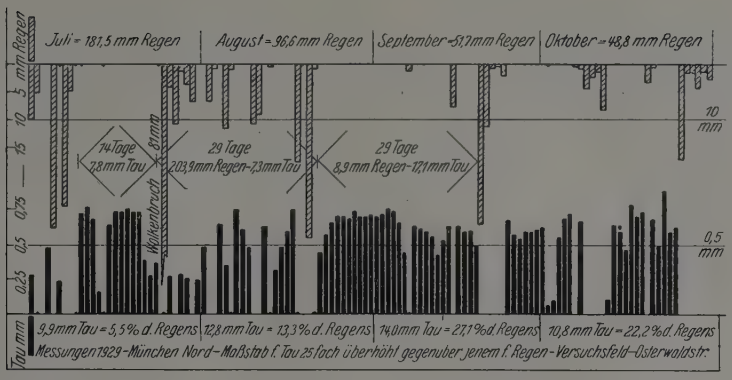


Abb. 62. Verteilung der Regen- und Taumengen bei München vom Juli bis Oktober 1929. Nach E. Hiltner.

arten und -sorten die Luftfeuchtigkeit und den Tau auszunützen vermögen, ist fast völlig unbekannt. E. Hiltner[1]) mißt der Aufnahme von Wasser durch die Blätter aus der Luft und aus dem Tau besondere physiologische Bedeutung bei und stellt folgende **„Theorie der Tauwirkung"** auf:

„Der Tau führt den Pflanzen durch das Blatt salzfreies Wasser zu, das innerhalb der Pflanze lösungsverdünnend und damit ausgleichend auf durch die Wurzeln aufgenommene, zu hohe Salzkonzentrationen wirkt. Dieser natürliche Ausgleichsvorgang ist für das gesunde Gedeihen vieler Pflanzenarten notwendig."

Auch wies Hiltner nach, daß die Taumengen beim Einsetzen regenloser Zeiten zunächst nicht geringer werden sondern im Gegenteil zunehmen und ferner, daß ihre besonders auf die „Schönwetterperioden" verteilten Mengen ganz wesentlich höher sein können, als bisher gemeinhin angenommen wurde (S. 396).

Ob der häufig vertretenen Ansicht, daß der Tau die Ausbreitung pilzparasitärer Krankheiten[2]), wie Rost, *Peronospora*, *Pythophtora* u. a. ganz wesentlich begünstige, allgemeine Gültigkeit zukommt, erscheint E. Hiltner zweifelhaft. Denn selbst, wenn die angewehten Pilzsporen im Tauwasser besonders günstige Keimungsbedingungen finden sollten, was bisher nur auf Grund unbewiesener Analogieschlüsse angenommen werden kann, so steht dem die durch Beobachtungen gestützte Vermutung gegenüber, daß der Tau und seine physiologischen Wirkungen bei solchen Pflanzen, für deren Wasserhaushalt er eine Rolle spielt, gerade umgekehrt die Widerstandsfähigkeit der Pflanze gegen Pilzbefall auch zu erhöhen vermag. Betont sei aber, daß sich Nebel und feuchte Luft untertags ganz anders auswirken als nächtlicher Tau, da durch sie die natürliche Periodizität des Wasserhaushalts zwischen Tag und Nacht gestört werden kann. Auch vom meteorologischen Standpunkt aus ist zwischen nebelfeuchten und taufeuchten Pflanzen

[1]) Hiltner, E., Der Tau und seine Bedeutung für den Pflanzenbau. Wiss. Arch. f. Landw. Abt. A, 1930, Bd. 3, H. 1, 1—70, Lit. über Tau; Hiltner, E., Der Tau, ein vernachlässigter Lebensfaktor der Pflanzen. Mitt. d. D. L. G. 12, XI, 1932; Zattler, F., Über die Bildung des Taus und seine physiolog. Wirkung auf die Pfl., Prakt. Bl. f. Pflanzenbau und Pflanzenschutz 1932/33, 73.

[2]) Philipp, W., Tau und parasitärer Pilzbefall. Die kranke Pflanze 8, 1931, H. 11/12, 163.

ein großer Unterschied. So leiden nach David[1]) die Baumwollkulturen in Unterägypten sehr unter den Morgennebeln im Oktober. Die Fruchtblätter bleiben zäh und öffnen sich nicht. Die Baumwollhaare in den Kapseln faulen oder werden durch einen Schwärzepilz sehr entwertet. Neben der Baumwolle leiden auch *Hibiscus esculentus* und *H. cannabinus*, ja selbst junge Maispflanzen. Andererseits weiß man aus den Spezialarbeiten von Oppel[2]), daß hohe Luftwärme, große Bodenwärme, heiterer Himmel bei Tage und reichlicher Taufall bei Nacht Hauptbedingungen eines guten Gedeihens der Baumwolle sind. Auch diese Gegenüberstellung zeigt, daß Tau und Nebel verschieden wirken können.

Soweit Tau in Frage kommt, wird die Wasseraufnahme durchs Blatt bei klarem Wetter im wesentlichen auf die Nacht beschränkt sein, so daß sich eine tägliche Periodizität der vorherrschenden Art der Wasseraufnahme ergeben kann. Die Vorstellungen von Hygro- und Xerophyten, wie sie sich aus einer vorwiegend morphologischen Betrachtungsweise entwickelt haben, decken sich nicht mehr ganz mit denselben Begriffen, wie sie sich im physiologischen Bild darstellen. Das Leben der Pflanze entwickelt sich nicht nur zwischen physiologisch feuchtem Boden und physiologisch feuchter Luft oder zwischen physiologisch trockenem Boden und physiologisch trockener Luft, sondern kann auch zwischen physiologisch trockenen Boden und physiologisch feuchte Luft gespannt sein und umgekehrt.

Wie in der Pflanze unter gegebenen Klimaverhältnissen durch Turgorregulation und Transpirationseinschränkung oder -vermehrung der gesamte Wassersättigungszustand und der Quellungszustand des Plasmas erhalten wird, ferner inwieweit Sättigungsdefizite und Entquellungen in reversibler Weise ertragen werden, bestimmt die Kraft des Kampfes der Pflanze ums Wasser. Da die Kulturmaßnahmen, besonders jene der künstlichen Düngung, den Salzstoffwechsel und damit auch das osmotische Kräftespiel der Kulturpflanzen beeinflussen, können sie auch deren Stellung zum Wasser ändern und damit die Ansprüche, die eine Pflanzenart oder -rasse an das „Feuchtigkeitsklima" stellt. Je nach der Konstitution der Pflanzen werden sich Klima- bzw. Ortswechsel verschieden auswirken, bis die Grenzen erreicht sind, wo eine Störung des Wasserhaushaltes zu pathologischen Erscheinungen führt. Einflüsse des Licht- und Temperaturklimas spielen dabei korrelativ mit.

Zu große Feuchtigkeit, zu feuchte Luft

Die Anpassung der Pflanzen an Feuchtigkeit, ihre Hygromorphie, stellt im wesentlichen das Gegenteil der Anpassung an xerische Bedingungen dar und ist damit schon am Anfang des vorigen Abschnittes angedeutet. Eine gewisse Übereinstimmung zwischen Anpassungen an feuchte Luft und solchen an Schatten ist unverkennbar; die Wirkungen von Schatten und Luftfeuchtigkeit sind verkettet. Wie Lichtmangel die Ausbildung größerer, unter Umständen anders geformter oder die Wiederentwicklung von Jugendblattformen oder die Entwicklung von Blattrieben statt Fruchttrieben hervorrufen kann[3]),

[1]) David, Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten **VII**, 1897, 143.
[2]) Oppel, Die Baumwolle nach Geschichte, Anbau usw. Leipzig 1902.
[3]) Vgl. Goebel, Experiment. Morphologie der Pflanzen. 1908, 13.

so vermag auch der Einfluß feuchter Luft ähnliche Wirkungen auszulösen. Wollny[1]) fand, daß bei *Ulex europaeus* infolge dauernder Luftfeuchtigkeit eine Rückbildung der Stacheln in normale Blätter eintrat. Neger führt an, daß manche Farne des Waldschattens am luftfeuchten Meeresstrand ins volle Licht treten und umgekehrt die Heide — *Calluna vulgaris* — am Trockenpol Deutschlands, im südöstlichen Pommern, den Schatten aufsucht.[2]) In feuchter Luft schwankt die Wassersättigung der Pflanze nicht weit vom Normalen; der Dampfdruck feuchter Luft ist hoch und wirkt einer zu starken Transpiration entgegen: Der Transpirationsschutz der hygromorphen Pflanze ist daher meist schwach ausgebildet, die Kutikula der Blätter vorwiegend eine dünne, so daß neben der stomatären die kutikuläre Transpiration eine wesentlich größere Rolle spielt als bei den Xerophyten. Es spricht vieles dafür, daß die Wasseraufnahme durchs Blatt (S. 400 u. 458) gerade für die Aufrechterhaltung der Wassersättigung hygrophiler Pflanzen von Bedeutung ist. Dünn- und zartblättrige Pflanzen luftfeuchter Standorte welken beim Verbringen in trockene Luft, auch wenn ihren Wurzeln reichlich Wasser zur Verfügung steht, oft in kürzester Zeit. Sie können bei plötzlich gesteigerter Transpiration den Wasserverlust aus dem Bodenwasser um so weniger schnell genug ersetzen, als ihre osmotischen Kräfte meist verhältnismäßig niedrig sind. Umgekehrt werden Pflanzenarten, die bei Anpassungen an trockene und windbewegte Luft zur Aufrechterhaltung ihres Wasserhaushaltes auf eine höhere Transpiration eingestellt sind, in feuchter Luft leiden können, da ihre Wasserdurchströmung in einer ihrer Konstitution nicht entsprechenden Weise verlangsamt und geändert wird. Je nach den normalen Ansprüchen der Pflanze an das Feuchtigkeitsklima ihrer Umwelt wird der Grad der Luftfeuchtigkeit, bei dessen Überschreitung sich pathologische Erscheinungen einstellen, ein verschiedener sein.

Im Abschnitt Licht ist auf die große Bedeutung des Lichtklimas für die Lärche hingewiesen. Sie liebt freiliegende sonnige Flächen und Hänge sowie windbewegte Luft. Eine im Verhältnis zu anderen Nadelbäumen hohe Transpiration ist ihr eigentümlich[3]) und scheint zur Aufrechterhaltung ihres Wasserwechsels notwendig zu sein. Faktoren, die stärkerer Transpiration entgegenwirken, wie hohe Luftfeuchtigkeit, Nebelreichtum und unbewegte Luft, schwächen nach Schreiber ihre Lebenskraft und erhöhen ihre Anfälligkeit gegen Krankheiten.[4]) Nach Iwanoff[5]) bleiben Koniferen mit hoher relativer Transpiration (z. B. Lärche, rel. Transpiration = 1) hinter solchen mit geringerer (z. B. *Abies sibirica*, rel. Transpiration = 0,3) bei der Ausbreitung nach Norden zurück: sie können auf dem lange Zeit zugefrorenen Boden ihre stärkere Wasserdurchströmung nicht aufrecht erhalten. Feuchte Luft verzögert auch die Blüte- und Reifezeit, wobei

---

[1]) Wollny, W., Untersuchungen über den Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf das Wachstum der Pflanzen. Diss. Halle 1898.

[2]) Neger, Biologie der Pflanzen. Stuttgart 1913, 93.

[3]) Flury, Th., Die forstlichen Verhältnisse der Schweiz. Hrsg. vom Schweizer Forstverein. Zürich 1914.

[4]) Schreiber, M., Zentralbl. f. d. gesamte Forstwesen. Wien, **XLVII**, 1921, 1—30 u. 77—99.

[5]) Iwanoff, L., Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. **42**, 1924, 44 u. 210.

der häufig damit verbundene Licht- und Wärmemangel in derselben Richtung wirkt. So reift in feuchtkühlen Sommern das Getreide langsamer aus und wird, wie aus der folgenden Zusammenstellung von E. Hiltner, die sich auf Winterroggen in Bayern bezieht, hervorgeht, auch in hohem Maße von *Fusarium*-Pilzen befallen.[1])

Jahr:	1917	1918	1919	1920	1921	1922	1923
Ausreifungsdauer, Tage	48,1	59,5	56,0	52,9	52,5	55,5	57,0
Durchschnittlicher Fusariumbefall nach Gentner*) %	26,9	63,3	62,1	27,3	17,6	58,0	66,8
Abweichungen der Juni-Juli-Temperatur vom vieljährigen Mittel	+1,60	—1,46	—1,42	—0,16	+0,69	—0,40	—1,06
Relative Feuchtigkeit %	69,5	72,5	74,1	72,4	67,0	73,2	72,4

*) Gentner, G., Pr. Bl. f. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz Sept. 1924, 252.

Aus der Ausreifungsdauer des Roggens lassen sich[2]) daher mit einiger Sicherheit Schlüsse auf die Stärke des voraussichtlichen *Fusarium*-Befalls und die dementsprechend mehr oder weniger notwendige Beizung des gewonnenen Saatgutes ziehen. Dabei kann als Maßstab nicht die absolute Reifungsdauer sondern nur die Abweichung von der für eine bestimmte Gegend normalen Ausreifungszeit herangezogen werden.

Nach Tapke[3]) kommen Gersten- und Weizenflugbrand in den Staaten am Stillen Ozean und in anderen Gegenden, in denen die Luftfeuchtigkeit niedrig ist, auch bei anfälligen Sorten verhältnismäßig selten vor. Versuche im Gewächshaus und am Feld bestätigen den Zusammenhang zwischen Luftfeuchtigkeit und Infektionsstärke. So betrug der Befall bei einer Luftfeuchtigkeit von 56—58 % = 94 %, bei einer solchen von 11—30 % = 22 %.

Ganz im allgemeinen kann man wohl mit L. Hiltner[4]) sagen, daß längere feuchte Witterungsperioden mehr die Vorbedingung zur Ausbreitung von Pilzkrankheiten schaffen, warme und trockene hingegen mehr zur Ausbreitung schädlicher Insekten beitragen.

Daß die hohe Luftfeuchtigkeit neben dem Lichtmangel, namentlich in zu dicht bepflanzten Anzuchtkästen, Schwarzbeinigkeit und andere Pilzkrankheiten begünstigt, ist auf S. 347 erwähnt. Schon die Sämlinge kontinentaler Arten können gegen feuchte Luft besonders empfindlich sein, was ihre Ausbreitung in maritime Klimagebiete hindern kann. Die feuchte Luft in Warmhäusern führt oft zum Erkranken und Eingehen von Pflanzenarten, die aus Trockengebieten stammen. Namentlich Arten mit dichter Filzbekleidung oder mit trockenen Blättern oder Blattscheiden während der Winterruhe faulen leicht,

[1]) Hiltner, E., Die Phänologie und ihre Bedeutung. Freising, Datterer 1926, 60—62.

[2]) Hiltner, E., Einige Ergebnisse der diesjährigen phänologischen Beobachtungen am Winterroggen. Wochenblatt d. Landw. Ver. in Bayern 1926, Nr. 35.

[3]) Tapke, V. E., Einfluß der Feuchtigkeit auf die Blüteninfektion bei Weizen- und Gerstenflugbrand. Journ. of Agric. Research. 43, 1931, 503—516.

[4]) Hiltner, L., Über den Einfluß der Ernährung und der Witterung auf das Auftreten pilzlicher und tierischer Pflanzenschädlinge. Jahrb. d. Dtsch. Landw. Ges. 1912, 156.

weil ihre Schutzeinrichtungen nicht genügend trocken werden können. Manche Wüstenpflanzen lassen sich in Deutschland überhaupt nicht erhalten (z. B. *Welwitschia mirabilis*), weil sich, besonders im Winter, die notwendige Lufttrockenheit in den Warmhäusern nicht schaffen läßt.

Als Folge des feuchten Sommers 1907 gingen nach Graebner[1]) im botanischen Garten zu Berlin eine ganze Reihe von krautartigen wie holzigen Vertretern trockener Florengebiete zugrunde oder verkümmerten.

Nach feuchten Sommern, namentlich wenn diesen feuchte, nebelige Herbsttage folgen, wird oft das Laub an manchen Bäumen frühzeitig ohne jede Frosteinwirkung abgestoßen, und zwar unter Ausfall der sonst so charakteristischen Herbstfärbung in Gelb oder Rot. Für den Herbst 1907 beschreibt Graebner[2]) die Vorgänge an einer Anzahl ausländischer Gehölze. Von Straßenbäumen waren es namentlich die Roßkastanien, die bereits während der ersten Oktoberhälfte vielerorts die Blätter fallen ließen, und zwar, soviel man in der Umgebung Berlins feststellen konnte, an den feuchteren Stellen, während an den hochgelegenen Teilen der Straßen die Blätter bis zu den ersten Frösten sitzen blieben. Auch in den Pflanzungen des botanischen Gartens und in Gärten der Umgebung Berlins war dies an einer Reihe strauch- und baumartiger Gewächse zu beobachten, und zwar ausnahmslos an solchen, die an natürlichen Standorten trockene Gelände bewohnen. So verloren beispielsweise eine ganze Anzahl von Leguminosen, besonders *Caragana*-Arten und *Robinia*, in sehr charakteristischer Weise einen großen Teil ihrer Blätter vorzeitig. Ähnlich verhielten sich *Prunus* (Kirschen- und Pflaumenarten), *Pirus*, namentlich Birnen, *Crataegus*, *Cotinus coggygria* usw. Bestimmte Pflanzenarten der genannten Gattungen, die ganz zerstreut zwischen den übrigen standen, waren am Grunde von einem dichten Kranze gelben Laubes bedeckt und hatten nur noch wenige Blätter, meist an den Zweigspitzen, zu einer Zeit, in der die übrigen noch vollbelaubt dastanden. Es scheint sicher, daß dieses frühzeitige Absterben des Laubes an diesen Pflanzen, die sonst keineswegs zu den frühreifenden gehören, auf die große Feuchtigkeit des Sommers zurückzuführen war; außer abgestorbenen Wurzelspitzen konnte keine sichtbare Krankheitserscheinung gefunden werden.

Weiter fiel im Herbst des Jahres 1907 in der Umgebung Berlins die sehr schlechte Herbstfärbung derjenigen Gehölze, die durch ihre leuchtenden Farben zu den Lieblingen der Gärten geworden sind, auf. Selbst bei den amerikanischen Eichen (*Quercus coccinea*, *Qu. palustris* usw.) ging bei den meisten die Färbung von Grün durch ein stumpfes Rotbraun in das Braun des Winters über. Unter sonst prachtvoll gefärbten, ganz frei der Sonne ausgesetzten Gehölzen des botanischen Gartens fehlte die Herbstfärbung mehr oder weniger bei *Morus*, *Liriodendron*, *Berberis*, *Thunbergii*, *Evonymus*, *Rhus*, *Ilex glabra*, *Cotinus coggygria*, *Acer rubrum*, *A. ginnala*, *A. negundo*, *A. campestre*, *Aesculus*, *Parthenocissus*, *Liquidambar styraciflua*, *Parrotia persica*, *Spiraea Thunbergii* und *S. prunifolia*, *Itea*

[1]) Graebner, Nichtparasitäre Pflanzenkrankheiten des Jahres 1907. Jahresber. d. Ver. f. angew. Bot. 1907 (1908).

[2]) Graebner, P., Über einige nichtparasitäre Pflanzenkrankheiten des Sommers 1907. Jahresber. d. Ver. f. angew. Bot., 1907, 229f. (1908).

virginica. Speyer[1]) macht darauf aufmerksam, daß der frühe Herbstlaubfall bei Obstbäumen häufig die Folge von *Fusicladium*-Befall sei.

Einfluß feuchter Luft auf durch Trockenheit beschädigte Pflanzen

Kirschbaumsämlinge, welche in Sandkulturen eine lange Durstperiode ausgehalten hatten, zeigten alsbald eine Anpassung an die verminderte Wasserzufuhr zu den Wurzeln. Sie verdunsteten, zunächst ohne ihren Habitus zu verändern, allmählich abnehmende Wassermengen. Schließlich begannen die Pflanzen zu welken; dabei hörte ihre Verdunstung aber auch fast ganz auf. Beispielsweise verdunstete bei einer Temperatur von 30° C und reichlicher Sonnenbeleuchtung ein Pflänzchen, das bisher etwa 8 g Wasser täglich verbraucht hatte, nur noch ein Dezigramm. Nach geeigneter Wasserzufuhr steigerte sich auch wieder langsam die Verdunstung. Wenn dagegen der Durstzustand zu lange anhielt, vertrockneten die Blätter von den Spitzen herab, anfangs ohne sich zu verfärben.

Wurden solche Pflanzen, nachdem sie begossen, in feuchte Luft gebracht, so erholten sie sich nicht, während sie in trockener Luft ihre oberen ausgebildeten Blätter wieder hoben und auch die noch nicht ganz vertrockneten Basalteile der älteren Blätter von neuem turgeszent wurden. Man darf also Topfpflanzen, die unter zu starker Trockenheit gelitten haben, nach dem Begießen zunächst nicht in Verhältnisse bringen, unter denen sie durch zu feuchte Luft an einer genügenden Transpiration und Wasserdurchströmung gehindert werden: jedoch soll man sie etwas beschatten.

Muth[2]) berichtet über das Absterben von Gurken, die unter sehr heißem und trockenem Wetter gelitten hatten und dann durch eine Periode häufiger und reichlicher Niederschläge zum Welken gebracht wurden. Durch den plötzlichen Wechsel entstanden Stengelrisse usw., die dann leicht von pilzlichen und tierischen Parasiten befallen wurden.

Honigtau

An dieser Stelle sei ein pathologischer Vorgang der Pflanzen berührt, der, da er durch das Aufeinanderfolgen und Zusammenwirken mehrerer Ursachen ausgelöst wird, in seiner Entstehung die verschiedensten, zum Teil entgegengesetzte Erklärungen gefunden hat, nämlich die Ausscheidung von Zuckersaft durch die Blätter. Die Zusammensetzung dieses „Honigtaus" ist je nach den Verhältnissen verschieden.[3]) Die Tatsache, daß auch verschiedene Pflanzenläuse Honigtau ausscheiden, war der Grund, daß vereinzelte Forscher in Insekten die einzige Ursache des „Honigtaus" sahen. In der Tat kommen beide Arten

---

[1]) Speyer, W., Über den Laubfall an Apfelbäumen und das Abfallen unreifer Kirschen im niederelbischen Obstbaugebiet. Nachrichtenbl. d. Dtsch. Pflanzenschutzdienstes 6, 1926, Nr. 12.

[2]) Muth, Fr., Über das Verwelken der Gurken in diesem Sommer. Zeitschr. f. Wein-, Obst- u. Gartenbau 1910, 143.

[3]) Vgl. Czapek, Biochemie der Pflanzen. Jena, Fischer, und Euler, Grundlagen und Ergebnisse der Pflanzenchemie. Braunschweig, Vieweg & Sohn 1908, 53.

von Honigtau, der animalische und der pflanzliche vor.[1]) W. v. Goethe schreibt 1820: „Diese Feuchtigkeit kommt aus der Pflanze selbst, denn gleich neben einer solchen (mit Honigtau) stand eine Linde ganz ohne jene Feuchtigkeit vermutlich eine spätere; sowie denn auch schon blühende Linden keinen oder nur wenig Honigtau bemerken ließen . . .“ „Hierauf (Pflanzen mit Honigtau) ziehen sich nun Blattläuse oder andere Insekten, aber sie sind nicht die Ursache der Erscheinung.“ In einer Abhandlung „Von dem Hopfen und dessen Krankheit, Ruß genannt,“ sagt Goethe (1824) . . . „Das Krankhafte der Ranken zeigt sich am Anfang daran, daß die Blätter erst glänzend grün werden (Ausschwitzung und Vertropfung), sodann auf der unteren, auch wohl oberen Seite ein schwarz abfärbender Staub hervortritt. Unzählige Blattläuse zeigen sich als Korrelat . . .“ „. . . . Nun könnte wohl irgendeine Witterungsbedingung diesen inneren Reichtum allzusehr steigern, der dann zuerst als Glanzüberzug erschiene und sich zuletzt in einem mißgeborenen Staub manifestierte, von welchen uns die in dem geheimen, kaum sichtbaren Reiche wohl bewanderten Freunde den besten Aufschluß geben können . . .“[2]) Goethe hat die Ursache des pflanzlichen Honigtaus schon sehr klar gesehen; den „Aufschluß“ hat die Wissenschaft nach ihm erbracht. Wir wissen, daß der Honigtau den Befall durch parasitäre Pilze außerordentlich begünstigt und auch deshalb das besondere Interesse der Pflanzenpathologie erfordert. Was aber die auslösenden Witterungsbedingungen anlangt, so besteht bis heute noch keine eindeutige Auffassung. Plinius deutete den Honigtau als einen Auswurf der Gestirne, als Saft der sich reinigenden Luft oder als Ausschwitzung des Himmels, der zur Zeit der Hundstage, der größten Hitze, als wohltätiges Geschenk des Himmels auftrete. Nach Bauhinus und Cherlerus (1650) wird er durch die Sonnenstrahlen aus der Pflanze herausgezogen.[3]) Goethe (1820) beobachtete Honigtau in einer Stärke, „wie man ihn wenig erlebt hat“, als heitere Witterung mit sehr warmem Sonnenschein auf vier kühle Wochen mit manchmal recht empfindlich kalten Tagen und abwechselndem Strichregen folgte, und neigt dazu, die „stärkere Dünstung der Pflanzen“ als Ursache anzusehen. Hartig beobachtete 1834 Honigtau auf der Unterseite von Rosenblättern; im Mesophyll der sezernierenden Stellen verschwand das Chlorophyll, und helle Tropfen traten auf, wodurch die Blätter der im Zimmer

---

[1]) Als Honigtau bezeichnet man auch die süßen Schleimausscheidungen eines Entwicklungsstadiums (von Léveillé *Sphacelia segetum* genannt) des Mutterkornpilzes *Claviceps purpurea:* Im Frühjahr werden die Fruchtknoten der Gramineen, namentlich des Roggens, durch Askosporen von *Claviceps purpurea* infiziert. Durch das sich entwickelnde Pilzmyzel werden die Fruchtknoten zerstört, völlig ausgefüllt und übersponnen. Das Myzel bildet massenhaft Konidien, die mit dem gleichzeitig ausgeschiedenen fad-süßlichen Saft zu Tropfen zusammenfließen. So werden die Konidien von Insekten, die diesen „Honigtau“ des Getreides aufsuchen, auf andere Blüten übertragen. Daher bestätigt sich auch die Behauptung der Praxis, nach der in Jahren, in denen solcher Honigtau reichlich auftritt, später viel Mutterkorn zu finden ist. Vgl. Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten Bd. II, T. 1, 5. Aufl., 1928, 578.

[2]) Goethe, J. W. v., Im Auftrag der Großherzogin Sophie von Sachsen herausgegebene Werke. Weimar, H. Böhlau, II. Abt., Bd. 6, 196ff. (1820: Honigtau) u. II. Abt., Bd. 13, 84 (1824: Hopfen).

[3]) Zit. nach Lindner, P., Entdeckte Verborgenheiten aus dem Alltagsgetriebe des Mikrokosmos. Berlin, Parey 1924.

stehenden Pflanzen ihre grüne Farbe verloren und grau wurden. Treviranus[1]) fand zuckerige Ausscheidungen bei warmer, anhaltend trockener Luft sowohl im Freien wie in Gewächshäusern an Weißpappeln, Linden, Orangenbäumen, Disteln *(Carduus arctioides)* und führt ältere Angaben von Lobel, Pena, Tournefort u. a. an, wonach Honigtau auf Ölbäumen, Ahornarten, Walnüssen, Weiden, Ulmen und Fichten vorkommt. Weitere Pflanzenarten mit Honigtauausscheidung, darunter namentlich Eichen, nennt Gasparrini.[2]) Sorauer sah reichlich Honigtaubildung in Wasserkulturen, wo also Wassermangel ausschaltete, an älteren Blättern von Birnensämlingen, die ungeschützt der heißen Julisonne ausgesetzt waren, und nimmt an, daß dann Honigtau ausgeschieden wird, wenn bei kräftig wachsenden nicht zu alten Blättern eine plötzliche übermäßige Transpirationssteigerung bei starkem Lichtreiz einsetzt und eine zu hohe Konzentration des Zellsaftes herbeiführt. Dauert dabei die Störung über ein gewisses Maß hinaus an, so leidet das Blatt und fällt vorzeitig ab. Bonnier[3]) beobachtete bei auffallendem Lichte unter dem Mikroskop das Heraustreten nektarähnlicher Tröpfchen aus den Spaltöffnungen von Eichen-, Ahorn- und anderen Blättern, die starken Temperaturdifferenzen ausgesetzt wurden. Graebner glaubt, daß Trockenheit des Bodens eine Hauptursache sei, daß aber auch Hohlwerden von Stämmen, wodurch der leitende Holzkörper vermindert wird, ähnliche Wirkungen haben könne. Nach Graebners Ansicht reicht das mit den Wurzeln geförderte Wasser noch aus, um die Turgeszenz der Zellen in den Blättern, Assimilation und Umwandlung von Stärke in Zucker zu erhalten, aber nicht mehr um die infolge starker Verdunstung hochkonzentrierte Zuckerlösung in die Zweige abzuleiten. Die Folge sei eine Zuckeraufstauung, die zur Honigtauausscheidung führe.

Diesen Beobachtungen und Angaben, die den Honigtau auf Trockenheitswirkungen zurückführen, stehen aber solche gegenüber, die andere Ursachen wahrscheinlich machen. So ist die Ansicht von Laurenbergus 1854[4]) beachtenswert, nach der Honigtau eine schädliche Substanz sei, in welche die Sonnenstrahlen einen bei heiterem Himmel gefallenen Regen umgewandelt hätten. Und heute noch sagen in der Hallertau die Hopfenbauern, wenn bei Sonnenschein ein leichter Regen gefallen ist, es habe „Meltau gekeit", worunter sie dort Honigtau, ein Wort, das in ihrem Sprachschatz fehlt, verstehen. Im Vilstal aber heißt es unter solchen Witterungsbedingungen, es habe „Hegtab geworfen", und der Bauer befürchtet daraufhin einen schlechten Ausfall der Steinobsternte.[5]) Diese Angaben sprechen aber nicht für trockene Luft, sondern im Gegenteil für eine plötzliche Erhöhung der Luftfeuchtigkeit bei sonst warmem Wetter, also für eine plötzliche Transpirationshemmung als Ursache des Honigtaues. Diese Anschauung, die in der Einwirkung transpirationshemmenden, warmfeuchten, schwülen Wetters, also eines solchen, das beim Menschen die

---

[1]) Treviranus, Physiologie der Gewächse. 1838, Bd. II, T. 1, 35—37.

[2]) Gasparrini, Rec. Accad. sec. Fis. Math. Napoli 1863; vgl. Bot. Ztg. 1864, 324.

[3]) Bonnier, G., Compt. rend. 1896, 335. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten VI, 1896, 347.

[4]) Lindner, P., Entdeckte Verborgenheiten aus dem Alltagsgetriebe. Berlin, Parey 1924.

[5]) Hiltner, E., Über den Honigtau und seine Folgeerscheinungen. Prakt. Bl. f. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz April 1927, H. 1, 10.

Neigung zu Schweißabsonderung fördert, den Grund der Honigtauabsonderung sieht, findet im Experiment eine Stütze. Bonnier rief Honigtaubildung dadurch hervor, daß er Zweige von Eichen, Pappeln, Ahorn oder Koniferen in Wasser eintauchte und sie alsdann in dampfgesättigte Luft brachte. Man kann daran denken, daß die Pflanze, deren Lebensvorgänge sehr gesteigert und deren osmotische Saugkräfte infolge Zuckerreichtums sehr erhöht sind, bei einer plötzlichen Transpirationshemmung mehr Wasser aufnimmt, als sie abgeben kann; die Folge wäre ein starker Turgoranstieg, der zum Herauspressen von „Honigtau" führt. Diese Erklärung macht auch verständlich, daß Honigtauausscheidung unter Umständen ebenso bei Kältewirkungen eintreten kann. Daß Kältestöße eine besonders starke Umwandlung von Stärke in Zucker und damit eine Erhöhung des osmotischen Druckes und der Saugkraft veranlassen können, ist bekannt (S. 371 u. S. 375), ebenso weiß man, daß bei abnehmender Temperatur die relative Feuchtigkeit der Luft (bei gleichbleibendem absolutem Wassergehalt) steigt. Das Kräftespiel zwischen Pflanze und Umwelt wäre ein ähnliches wie im ersten Fall bei feuchtwarmer Luft. So findet Neger das Honigtauauftreten erklärlich[1]) nach kalten Nächten, denen ein heißer Tag vorangegangen war: die Transpiration hört während der Nacht fast ganz auf, während die Wurzeln noch lebhaft Säfte ins Blatt trieben und dabei den Turgor der Zellen bedeutend erhöhten, wobei noch die Umwandlung der Assimilationsstärke in Zucker als turgorerhöhender Faktor mitwirke. L. Hiltner berichtet, daß die Bauern in der Gegend von Traunstein (Oberbayern) den späten Gelbrostbefall des Getreides damit in Zusammenhang bringen, daß ein „Traft (Honigtau) gefallen" sei, der süß schmecke. Besonders sei dies in kalten (Spätfrost) Nächten dann der Fall, wenn schöne, warme Tage vorausgegangen oder die Temperaturschwankungen zwischen heiteren, warmen Tagen und kalten Nächten sehr große seien.[2]) Das Getreide erfriert zwar nicht, erkältet sich aber doch, bekommt Fieber und schwitzt Honigtau aus. Ein alter Bauer bei Dachau sagte in einem ähnlichen Falle: „s'Troad hat an Rhematis."

Guttation

Zu den Exkretionen der Pflanzen, die durch Luftfeuchtigkeit sehr gefördert werden, gehört die Guttation, die aber nur bestimmten Pflanzenarten oder bestimmten Altersstufen der Pflanzen eigentümlich ist. Sie wird ebenso in trockener Luft verhindert wie dort, wo die osmotische Saugkraft der Bodenlösung infolge zu hohen Salzgehaltes im Verhältnis zur Saugkraft der Pflanzen bestimmte Schwellenwerte übersteigt. Merkenschlager mißt dem Vorgang der Guttation für die ökologische und pathologische Diagnostik des Wasserhaushaltes große Bedeutung bei und spricht von der „Welt der vernachlässigten Tropfen".[3]) Munkelt[4]) führt eine Beobachtung von Ludwig an, nach der gesunde Kartoffeln eines Morgens lebhaft guttierten, rollkranke hingegen nicht.

[1]) Zit. nach Lindner.

[2]) Hiltner, L., Über den derzeitigen Rostbefall des Wintergetreides. Wochenbl. d. Landw. Ver. in Bayern 1914, Nr. 25.

[3]) Merkenschlager, F., Die Ernährung der Pflanze **XXIII**, 3, 1927, 37.

[4]) Munkelt, W., Versuche zur Stoffwechselpathologie der Kulturpflanzen. Angew. Bot. **IX**, 1927, H. 1 u. 2, 35.

Stahl macht darauf aufmerksam, daß durch Aufenthalt in trockener Luft die Wirksamkeit der Hydathoden verhindert werden kann und die Pflanzen infolge des Mangels an Exkretion Krankheitserscheinungen, wie Verfärbung der Blätter, der Internodien und dergleichen zeigen.[1])

Gelbsprenkelung — Aurigo

Als Folge zu feuchter Luft treten bei manchen Pflanzen, und zwar häufiger bei den Monokotyledonen als bei den Dikotyledonen, gelbe bis rötlichbraune Fleckchen in großer Zahl auf. Die Sprenkelung beginnt an der Spitze, und die Zahl der Flecke, die in der Regel durch eine blasse Randzone in die normal grünbleibende Blattfläche übergehen, kann sich bei Beginn der Krankheit dadurch vermehren, daß sich zwischen den zuerst entstandenen Fleckchen neue ausbilden. Seltener verschmelzen sie miteinander. Bisweilen ist mit der Verfärbung eine Auftreibung des Gewebes verbunden, wodurch sich ein Übergang zur Bildung von Intumeszenzen andeutet.[2])

Die Gelbsprenkelung *(Aurigo)* tritt besonders bei Gewächshauspflanzen und unter diesen am häufigsten bei Drazänen, Palmen und *Pandanus*-Arten auf, wobei es bis zur Blattdurchlöcherung kommen kann. Ähnliche Erscheinungen können aber auch die Folge von Überernährung oder einseitigem Nährstoff, besonders Kalimangel sein.

Die Gelbsprenkelung entsteht stets in einer zwischen zwei Rippen liegenden Mesophyllpartie, die nach der Blattoberseite hin den Charakter des Palisadenparenchyms, an der Unterseite den des Schwammparenchyms aufweist, in der Mitte aus sehr zartwandigen, nahezu isodiametrischen, mit farblosem, wässerigem Inhalt erfüllten, etwa sechsseitigen Zellen besteht.

Von dieser innersten, farblosen Gewebegruppe beginnen die peripherischen, also dem chlorophyllführenden Mesophyll angrenzenden Zellen sich nach der Seite des geringsten Widerstandes, d. h. nach dem Zentrum hin übermäßig zu strecken, wobei sie häufig die zentralen Stellen zusammendrücken. Nicht selten erfolgt die Streckung nur in den direkt nach oben und nach unten gerichteten, aber nicht in den seitlichen Zellen der zartwandigen Gruppe, und es entsteht dadurch eine eigentümliche Lagerung. Die zentrale Partie des Gewebes besteht dann aus radial gestellten, schlauchförmig ausgezogenen, oft durch Quellung dickwandiger gewordenen, inhaltlosen Zellen, die später braun werden und verkorken. Bei zunehmender Intensität wird das Schwammparenchym unter Auflösung seiner Chlorophyllkörper in diesen Streckungsprozeß hineingezogen, sein Inhalt zerfällt zu braunkörniger Substanz, und damit wird die gelbe Färbung intensiver. Mit dem Hineinziehen des chlorophyllreichen Gewebes in den abnormen Streckungsprozeß erhebt sich die Blattoberfläche oft schwielenartig.

Häufig bleibt mit der Verkorkung der gestreckten Zellelemente der Krankheitsprozeß stehen, und wir haben dann nur gelbe, im jugendlichen Stadium sogar erst bei durchfallendem Lichte erkennbare Flecke. Der ganze Erkrankungsherd kann dabei durch eine Zone wirklicher Korkzellen vom gesunden Gewebe ab-

[1]) Stahl, E., Flora, N. F. **XIII**, 1919, 1—132.

[2]) Sorauer, P., Über Gelbfleckigkeit, Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik IX, H. 5. — 5. Aufl. dieses Handbuchs.

geschnitten werden. Bei fortschreitender Erkrankung sprengen die sich streckenden Mesophyllzellen häufig die darüber liegende Epidermis, und es folgen Durchlöcherungserscheinungen (S. 422). Äußerlich ähnlich aussehende Pilzerkrankungen lassen sich leicht unterscheiden, da dabei die Zellstreckungen fehlen.

Die Gelbsprenkeligkeit erweist sich somit in vielen Fällen als Vorstadium der eigentlichen Intumeszenzen, in anderen aber, wie z. B. bei den Drazänen, bleibt sie meist als selbständiges Krankheitsbild bestehen, und hier spricht das von Sorauer festgestellte vorübergehende Auftreten von Zucker und die perligen Membranquellungen für ähnliche Ursachen, wie sie bei der Überverlängerung von Zellen zur Wirkung gelangen. Bei der Bekämpfung hat man sich zu vergegenwärtigen, daß Pflanzen, welche *Aurigo* zeigen, unter einer Wasserzufuhr leiden, die sie nicht bewältigen können. Die Wassergaben brauchen gar nicht stärker als früher zu sein; aber sie werden den Pflanzen verabreicht, wenn deren Assimilationstätigkeit herabgedrückt ist und die äußeren Verhältnisse nicht dazu angetan sind, dieselbe zu heben. Die Flecke treten nämlich vorzugsweise im Herbst und Winter au wenn die Pflanzen in warme und feuchte Räume gebracht werden. Sie haben dann wohl Wärme und Wasser nebst mineralischen Nährstoffen, aber nicht Licht genug. Man muß deshalb die Pflanzen kühler, trockener und möglichst hell stellen.

Das Glasigwerden der Kakteen

Bei verschiedenen Kakteen zeigt sich gelegentlich eine von Sorauer[1]) genauer untersuchte Krankheit, die durch Auftreten glasiger, später tiefschwarz werdender Stellen charakterisiert ist. Bei den weicheren Cereen führt eine größere Ausdehnung dieser Gewebeveränderung zum Absterben des darüberstehenden Stammteils. Der Tod erfolgt entweder durch Zusammentrocknen des geschwärzten Gewebes oder (bei Mitwirkung von Bakterien) durch Eintritt eines breiartigen Zustandes, wobei die Oberhaut durch geringen Fingerdruck sich ablösen läßt. Bleibt der Krankheitsherd auf eine Seite des Stengels beschränkt, vermag derselbe unter Zurücklassung tiefer, schüsselartiger Wundstellen auszuheilen.

Bei sehr stark erkrankten Pflanzen treten die glasigen Stellen schwielig über die Oberfläche hervor. Die äußeren Rindenteile des Stammteils sind noch dunkelgrün und normal gebaut, die darunter liegenden Rindenschichten chlorophyllos und stärkearm; sie zeigen stark vergrößerte Zellen als Ursache der schwieligen Auftreibung. Im Gegensatz zu den gewöhnlichen Intumeszenzen, bei welchen die schwielige, oftmals berstende Gewebewucherung durch Streckung der subepidermalen Lagen eingeleitet wird, hat Sorauer die abnorme Vergrößerung der tiefer im Gewebe eingesenkt liegenden Zellnester als „innere Intumeszenzen" bezeichnet. Damit reihen sich diese Erscheinungen an die Gelbsprenkelichkeit an. Auch hier bestehen die Anfangsstadien der Erkrankung in dem Auftreten inhaltsarmer, sich bräunender und verkorkender Zellnester mitten im grünen Gewebe; nur leiden bei den Kakteen die Stengel, während sich bei *Pandanus* die Veränderungen in den Blättern abspielen.

Die Überverlängerung der Zellen wird von einer Glykoseanhäufung eingeleitet.

[1]) Vgl. 5. Aufl. dieses Handbuchs.

Umgekehrt ist der Stärkegehalt in dem schwersterkrankten Gewebe gleich Null, während die gesündere Umgebung reichliche Stärkemengen zeigt. Auffällig ist das Verhalten des oxalsauren Kalkes, der nebst dem Inhalt der Schleimgänge ungemein reichlich auftritt. Im gesunden noch grünen Rindengewebe zeigt er sich vorwiegend in Form von Raphiden, im erkrankten meist als kurze Oktaederform und bisweilen in langen Säulen.

Die Ausheilung, bei welcher der Stamm eine neue Rinde an den Wundstellen bildet, ist an direktes Sonnenlicht und frische, bewegte Luft gebunden. Das Ausschneiden der von Bakterien zersetzten Stellen und das Auswaschen bzw. Auspinseln mit 1 $^0/_{00}$iger Sublimatlösung hat sich in einigen geprüften Fällen als günstig erwiesen. Die Krankheit ist als direkte Folge allzu großer Luftfeuchtigkeit anzusprechen und tritt daher besonders in solchen Gewächshäusern auf, die wegen der Kultur anderer Pflanzen eine abgeschlossene, feuchte Luft behalten müssen.

Polsterbildungen — Intumeszenzen

Intumeszenzen an Blättern

Nicht zu verwechseln mit den eigentlichen Korkbildungen sind die Polsterbildungen (Intumeszenzen).[1]) Es sind hügelartige, erst im Alter sich bräunende Erhabenheiten, die meist an den Blättern, aber, wie z. B. am Weinstock, auch an Stielen und allen anderen oberirdischen Organen der Pflanzen vorkommen können. Bei *Dracaena* (*angustifolia* u. a.), *Cassia (tomentosa)*, *Acacia* (*semperflorens* u. a.) sind derlei Erscheinungen nicht selten.[2]) Die Ursache liegt aber nicht in Korkbildung sondern in der Streckung von Zellen des Blattparenchyms. Bald sind es die Palisadenzellen *(Acacia)*, bald auch noch tiefer liegende Schichten *(Dracaena)*, die sich bis zur Schlauchform verlängern können und in extremen Fällen durch Tangentialwände teilen.

Eine sehr einfache Form der Intumeszenz resp. der „Wassersucht" stellen die kugeligen „Perldrüsen" mancher Vitazeen (*Parthenocissus, Cissus* usw.) dar, die aus den Spaltöffnungen als wasserhelle Kügelchen oft in großer Menge hervorbrechenden Gebilde an Stengeln und Blattstielen.[3]) Man sieht sie stets an feuchten und schlecht belichteten Stellen.

Besonders auffallend erschien die Bildung bei einer *Cassia tomentosa* (Abb. 63), die äußerlich gesund im Warmhause stand. Im Januar zeigten die jungen Triebe Blätter, welche sich nicht ganz flach ausbreiteten, sondern ihre Fiederchen nach unten krümmten. Auf der stark wachsenden Oberseite der Fiederchen fanden sich pustelartige Auftreibungen. Je weniger Auftreibungen, desto flacher das Blattfiederchen und desto mehr Erhabenheiten in der Nähe der Mittelrippe.

[1]) Vgl. auch die ausführliche Darstellung bei Küster, Pathologische Pflanzenanatomie 83ff. unter „Hypertrophie".

[2]) Nach Sorauer, 5. Aufl. dieses Handbuchs.

[3]) Tomaschek, Über pathogene Emergenzen an *Ampelopsis hederacea*. Österr. Bot. Ztg. **XXIX**, 1879, 87; **XXXI**, 1881, 252; Kreuz, Entwicklung der Lenticellen an beschatteten Zweigen von *Ampelopsis hederacea*. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien **LXXXII**, 1881, 1, 228; Penzig, Über die Perldrüsen des Weinstocks usw. Atti Congr. Genova 1892, 237; Küster, E., Pathologische Pflanzenanatomie 90.

Wo dieselben sehr reichlich und gleichmäßig über die ganze Fläche verteilt waren, erschien das Blatt fast blasig. Dadurch, daß den Auftreibungen der Oberseite keine gleichartigen Vertiefungen der Unterseite entsprechen, unterscheiden sich diese Blattpolsterbildungen von den Auftreibungen durch Überfütterung. Daß es in feuchter Luft Übergänge und Kombinationen gibt, kann nicht verwundern.

Die Auftreibung ist kegelförmig und anfangs von gleicher Färbung und matter Oberfläche wie das übrige Blatt; später wird die Spitze des Kegels heller, straffer und glänzender, dann wird sie gelb und verbreitert sich, reißt endlich auf (wenn nicht vorher das ganze Fiederchen vergilbt), und die Auftreibung erscheint nun in der Mitte trichterförmig vertieft und gebräunt.

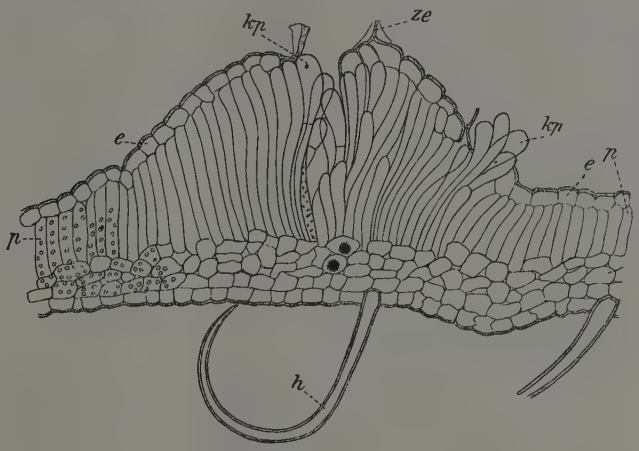


Abb. 63. Blattintumeszenz bei *Cassia tomentosa*. Nach Sorauer.

p = Palisadenparenchym; *kp* = Keulige Aufschwellungen von *p*; *e* = Epidermis; *ze* = *e* gesprengt; *h* = Haar.

Ursache ist das stellenweise schlauchartige Auswachsen des Palisadenparenchyms *(p)*.

In dem Maße, in dem die Verlängerung fortschreitet, wird immer mehr Chlorophyll gelöst, so daß schließlich die schlauchförmig gewordenen Palisadenzellen fast ganz farblos oder mit wenigen kleinen, gelblichen, im ganzen Zellraum zerstreuten Körnern versehen erscheinen. Die Zellen werden seitlich sehr fest aneinandergepreßt und zeigen nur nach dem Schwammparenchym hin noch schwache Interzellularräume. Sobald der Druck des sich vorwölbenden Gewebes die Epidermis *(e)* an der höchsten Stelle der Auftreibung entzweigesprengt hat *(ze)*, schwellen die nun frei gewordenen Enden des Palisadenparenchyms keulig auf *(kp)* und verdicken unter Bräunung mehr oder minder tief abwärts ihre Wandungen. An der Durchbruchsstelle und deren Umgebung bräunen sich auch die Epidermiszellen und fallen teilweise zusammen.

Sind auch je nach Pflanzenart und je nach befallenem Organ diese Hypertrophien etwas verschieden, so ist der Vorgang doch im wesentlichen ein ähnlicher wie der beschriebene. Verschiedene Modifikationen der im allgemeinen gleichen

Grundursache, nämlich zu hoher Feuchtigkeitsgehalt der Luft, wandeln die Krankheitsbilder. Sorauer hat diese an vielen Pflanzen und Pflanzenteilen eingehend verfolgt und beschrieben.[1]) Lichtverminderung wirkt krankheitsbegünstigend; insbesondere treten die Intumeszenzen häufig nach einem schroffen Wechsel von hellem zu schwachem Licht und von trockener zu feuchter Luft auf, oft bei einem dementsprechenden Ortswechsel von Zier- oder Gewächshauspflanzen.[2]) Doch liegen auch Angaben vor, nach denen Intumeszenzen an Weinblättern in feuchter Luft bei Lichtüberschuß gebildet wurden.[3]) Miß Dale[4]) fand bei *Hibiscus vitifolius*, daß insbesondere die roten und gelben Strahlen Polsterbildungen befördern. Im Kalthaus herangezogene Kartoffeln zeigten, nachdem sie in ein Warmhaus mit 21° C unter hell beleuchtete Glasglocken gebracht worden waren, schon nach 48 Stunden an Stengeln und Blüten blaßgrüne Erhabenheiten, die bei Wiedereinwirkung von trockener Luft zu schwarzen Flecken zusammenschrumpften und zu Blattdurchlöcherung führten (vgl. S. 422).

Bei besonders feuchter Witterung und dichtem Stand der Kartoffelstauden zeigen sich, wie O. Appel[5]) schreibt, auch auf dem Felde gelegentlich auf den Blättern kleine Erhabenheiten, die „wie Knötchen aus der Blattfläche hervortreten und entweder eine glatte oder zerklüftete Oberfläche haben. Ihre Farbe ist hellgrün bis weißlich. Diese „Blattknötchen der Kartoffeln" „sind lediglich ein Zeichen dafür, daß die Blätter in feuchtigkeitsgesättigter Luft gewachsen sind".

Auch an Gräsern, und zwar an den unteren Halmknoten, werden gelegentlich Intumeszenzbildungen beobachtet. Da man bei Hafer die Erscheinung nur fand, wo eine Fraßbeschädigung vorlag, ist anzunehmen, daß durch die Verwundung der Turgor im zurückbleibenden Gewebe bis zur Intumeszenzbildung gesteigert wurde. Als ähnliche Korrelationserscheinungen können nach Sorauer[6]) auch Intumeszenzen, z. B. an Kartoffelblättern, als Folge einer Bespritzung mit Kupfermitteln, die die Blätter beschädigen, auftreten. Von Schrenk[7]), der ähnliche Feststellungen nach Bespritzungen an Kohlpflanzen machte, sieht die Intumeszenzen in diesem Fall als Reaktion des Blattgewebes auf den chemi-

[1]) Vgl. Sorauer, Handbuch, 5. Aufl.

[2]) Küster, E., Pathologische Anatomie. Fischer, Jena 1903; Atkinson, G. F., Oedema of the tomato. Bull. Cornell. Exp. Station 1893, Nr. 53; Trotter, A., Intumescence fogliari di *Ipomea Batatus*. Ann. di Bot. 1904, Nr. 1; Steiner, R., Über Intumeszenzen bei *Ruellia formosa* und *Aphelandra porteana*. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. **XXIII**, 1905, 105; Küster, E., Über experimentell erzeugte Intumeszenzen. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. **XXI**, 1903, 452.

[3]) Viala u. Pacottet, Sur les verrues des feuilles de la vigne. Compt. rend. Acad. d. sc. 1904, Nr. 138.

[4]) Dale, E., Investigations on the abnormal outgrowths or intumescences on *Hibiscus vitifolius*. Phil. Trans. R. Soc. of London. Ser. B. **CXCIV**, 1901; ders., Further experiments and histological investigations on intumescences, with some observations on nuclear division pathological tissues. Phil. Trans. R. Soc. of London. Ser. B. **CXCVIII**, 1906.

[5]) Appel, O., Taschenatlas: Kartoffelkrankheiten II. Teil. Berlin, Parey 1926, Taf. 9.

[6]) Sorauer, P., Einige Beobachtungen bei der Anwendung von Kupfermitteln gegen die Kartoffelkrankheit. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten 1893, 32.

[7]) Schrenk, H. v., Intumescences formed as a result of chemical stimulation. Sixteenth ann. report Missouri Bot. Gard. May 1905.

schen Reiz der Spritzmittel an. Muth beobachtete Intumeszenzen, aber nur bei bestimmten Rebsorten, nach der Kupferung der Blätter.

Der Wein leidet verhältnismäßig häufig an Intumeszenzen, namentlich Stöcke, die in Glashäusern zwecks Frühtreiberei in freiem Boden angepflanzt sind. Die auf den Weinblättern bemerkbaren Intumeszenzen erscheinen auf der Unterseite in Form drüsiger Erhabenheiten, die oftmals zusammenfließen und auf der Blattoberfläche durch gelblich verfärbte, bisweilen auch etwas erhabene Stellen angedeutet werden. Sorauer[1]) führt ein Beispiel nach Mitteilung des Herrn Hofgärtners Roese an. Dieser hatte ein mit 14 Stöcken besetztes Glashaus. Ein Stock der Sorte blauer Frankenthaler stand nahe der Eintrittsstelle der Wasserheizungsröhren, wo bei erhöhter Wärme die Luft am feuchtesten war. Dieser Stock allein entwickelte derart Intumeszenzen, daß die Blätter unterseits nahezu filzig aussahen. Ein an der anderen Seite des Glashauses angepflanzter Stock von Royal Muscardine vermischte im oberen Teil des Hauses sein Laub mit dem des befallenen Stockes, ohne eine Spur von Erkrankung zu zeigen.

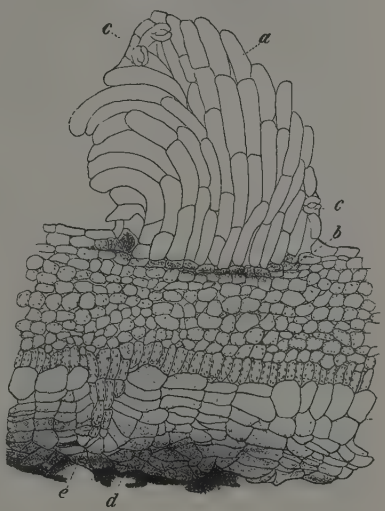


Abb. 64. Blattstück von *Myrmecodia echinata* mit aufbrechender Korkwarze auf der Oberseite und drüsiger Intumeszenz auf der Unterseite. Nach Sorauer.

a = schlauchförmige Mesopyllzellen; *b* = Basis von *a*, an der sich später eine Tafelkorklage bildet; *c* = in die Höhe getriebene Epidermis mit Spaltöffnungen; *d* = Hypoderm; *e* = ins Hypoderm hinreichender Strebepfeiler des Palisadenparenchyms.

Dieser Fall läßt erkennen, wie verschieden sich die einzelnen Sorten an demselben Standort verhalten und wie bei derselben Sorte individuelle Erkrankungen ihre Erklärung finden. In einem anderen Falle sah Noack[2]) die Erkrankung nachlassen, als in dem Hause nicht mehr soviel mit Wasser gespritzt wurde.

Sorauer[3]) beschreibt weiterhin Intumeszenzen an einigen Araliazeen, so an *Fatsia japonica (Aralia Sieboldii)*, *Aralia palmata*, *Panax arboreus* und an *Hedera helix*, dem Efeu. Namentlich bei ersteren werden die Pflanzen häufig dadurch unansehnlich. Zwischen der Gelbfleckigkeit und echten Intumeszenzen finden sich alle Übergänge.

Manchmal ähneln nach Sorauer derartige Polster in hohem Grade gewissen Pilzerkrankungen, wie z. B. an *Pelargonium zonale*.

Als Beispiel für das gemeinsame Vorkommen von Intumeszenz und Korkblättern sei *Myrmecodia echinata* angeführt, deren Blätter die Intumeszenzen

[1]) 5. Aufl. dieses Handbuchs.

[2]) 5. Aufl. dieses Handbuchs, 463.

[3]) Sorauer, P., Intumeszenz und Aurigo bei Araliaceen. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten **XXI**, 1911, 336ff., mit Abb.

meist auf der Blattunterseite, die Korkwucherungen aber vorherrschend auf der Oberseite entwickeln.

In weiter vorgeschrittenen Altersstadien der Blätter trocknen die Auftreibungen oft zusammen und werden durch Bildung einer Tafelkorklage vom gesunden Parenchym abgeschnitten.

Teils blasig, teils warzig auftretende Korkwucherungen finden sich am häufigsten ohne die Begleitung von Intumeszenzen. Sie sind unregelmäßig über die ganze Blattfläche als rostfarbige, bisweilen silberig glänzende Fleckchen verteilt. Bevorzugt ist die Gegend der Mittelrippe.

Zu den beschriebenen Erscheinungen gehören nicht die an *Parthenocissus (Ampelopsis)* wohl alljährlich an jungen Zweigen, Blattstielen und Blattnerven an feuchten, schattigen Stellen im Innern der Pflanzen auftretenden perlenartigen Bildungen. Die Perlen, die bei Lichtmangel besonders groß werden und im Herbst vertrocknen, bilden sich unterhalb einer Spaltöffnung, schon an ganz jungen Teilen, indem die eine Atemhöhle umgebenden Zellen in dieselbe hineinwachsen und bei ihrer fortschreitenden Vermehrung die Epidermis auftreiben. Im Herbst und Winter zeigen sich an Stelle dieser Auswüchse wirkliche Lentizellen mit Korkbildung.

Bei der Knötchenkrankheit der Gummibäume hingegen handelt es sich um echte, und zwar nach Sorauer[1]) zunächst um „innere Intumeszenzen". Die Blätter zeigen auf der Unterseite zahlreiche sehr kleine, drüsige oder knötchenartige, halbkugelige Auftreibungen und fallen vorzeitig ab. Die Krankheit zeigt sich entweder, wenn die Pflanzen während kühler Regenzeiten schattig im Freien stehen oder wenn sie nach Abschluß ihres Triebes und normalen Rückgangs ihrer Transpiration zu warm und bodenfeucht gehalten werden. Werden solche Pflanzen wieder hell und kühler gestellt, bleiben die intumeszierten Blätter bis zum nächsten Sommer am Stamme, doch weisen sie vielfach an Stellen der ehemaligen Knötchen Durchlöcherungen auf.

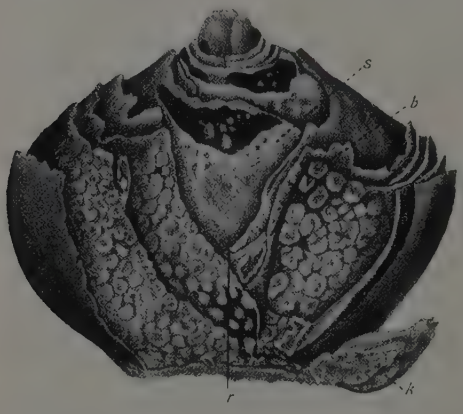


Abb. 65. Hyazinthenzwiebel mit den Blattern der Hautkrankheit. Nach Sorauer.

s = Schuppe, welche glanzlos wird; *b* = Blatterbildung; *r* = abtrocknender Rand; *k* = junge Zwiebel.

Die Hautkrankheit der Hyazinthen

Während bei gesunden Zwiebeln die äußeren Schuppen glatt sind, die Zwiebel fest umschliessen und bis an den Zwiebelhals hinaufzureichen pflegen, erscheinen bei der häufigen, aber meist unbeachteten Hautkrankheit die äußersten Schuppen kurz, mit geschwürartig aufgetriebenen gelben Stellen bedeckt und mit vertrocknenden Rändern zurückstrebend. Nicht selten sind derartige Hyazinthen geplatzt und besonders in der Nähe der

[1]) 5. Aufl. dieses Handbuchs.

Rißstelle mit trockenen Blattern dicht besetzt. An den noch fleischigen äußeren Zwiebelteilen siedelt sich häufig Pinselschimmel *(Pencillium glaucum)* an. Diese Blattern sind als Intumeszenzen zu bezeichnen, die gerade bei sehr üppigen, geplatzten Exemplaren zu finden sind, am häufigsten an Zwiebeln, die in Gewächshäusern getrieben waren, oder an solchen aus schweren und feuchten Böden, so daß auch hier wohl die Wirkungen feuchter Luft denen des Sauerstoffmangels ähnliche Erscheinungen hervorrufen. Daß sich *Pencillium* auf solchem Boden schnell und häufig ansiedelt, ist verständlich. Die Hautkrankheit verdient daher als Symptom Beachtung.

Intumeszenzen an Stengeln[1])

Nach den Untersuchungen von Friedrich[2]) findet durch die Herabminderung der Transpiration während der Nachtzeit ein ständiges Anschwellen des Baumstammes (abgesehen vom direkten Zuwachs) durch Quellung des Holzkörpers statt, dem tagsüber ein Abschwellen gegenübersteht. Die Differenzen werden zur Zeit der größten Zuwachstätigkeit am stärksten sein und die Quellung des Holzkörpers bei Eintritt von Regen nach längerer Trockenheit besonders scharf hervortreten. Auch die Luftfeuchtigkeit wird sich geltend machen, und in der dauernd feuchten Luft der Gewächshäuser können sich natürlich in erster Linie Störungen zeigen.

Es ist verständlich, daß bei Bäumen, solange sie glattrindig sind, durch starke und plötzliche Schwellungs- und Zuwachssteigerungen die Rinde stellenweise platzen kann. Derartige Stellen werden in Lagen mit reicher Boden- und Luftfeuchtigkeit häufig zu offenen Wunden, die, wie Sorauer annimmt, durch Bakterienansiedlung sich dauernd vergrößern. Es entstehen dann jene Grindstellen der jugendlichen Baumstämme, die man z. B. bei Linden, Ulmen, Eschen usw. an nassen Gräben und Dorfteichen beobachten kann.

Bei normaler Ernährung wird sich eine mehr oder weniger starke Intumeszenzbildung an den Stämmen zeigen, bei gleichzeitigem Nährstoffüberschuß aber ödematische Erscheinungen der Wassersucht.

Haberlandt[3]) beschreibt bei einer Liane, *Conocephalus*, die Bildung von Ersatz-Hydathoden nach Vergiftung der normalen Organe an den Blättern. Die ungemein reiche nächtliche Wasserausscheidung erfolgt am Grunde flacher Grübchen auf der Blattoberseite durch scharf differenzierte Epithem-Hydathoden mit Wasserspalten, die stets über den Treffpunkten von Gefäßbündeln liegen. Nach Vergiftung dieser Organe durch Bepinseln des Blattes mit 0,5 prozentiger alkoholischer Sublimatlösung bildeten sich über den Gefäßbündeln kleine Knötchen, an denen jeden Morgen große Wassertropfen auftraten. Diese Knötchen,

---

[1]) (Im allgemeinen werden die Intumeszenzen durch einen Reiz irgendwelcher Art auf die wachstumsfähigen Gewebe hervorgerufen. Es erscheint deshalb folgerichtig, daß Küster (Pathologische Pflanzenanatomie) auch die Gallenhypertrophie (S. 107) den Intumeszenzbi dungen unter dem Begriff der Hypertrophie angeschlossen hat.)

[2]) Friedrich, Josef, Über den Einfluß der Witterung auf den Baumzuwachs. Mitt. über d. forstl. Versuchswesen Österreichs. Wien 1897, H. XXII.

[3]) Haberlandt, Über experimentelle Hervorrufung eines neuen Organes bei *Conocephalus ovatus Tréc.* In „Festschrift für Schwendener", vgl. in Naturw. Wochenschr. 1899, 287.

welche also die Funktion der getöteten Hydathoden übernommen hatten, waren aus langen, schlauchartigen Zellen zusammengesetzt, die in ihrem unteren, durch Querwände gefächerten Teile aneinanderschlossen, am oberen, keulenförmig angeschwollenen Ende aber pinselartig auseinanderwichen. Zu ähnlichen Befunden kam Taub[1]), der die Hydathoden von Urtikazeen untätig machte; die Spaltöffnungen erzeugten in feuchter Luft Intumeszenzen.

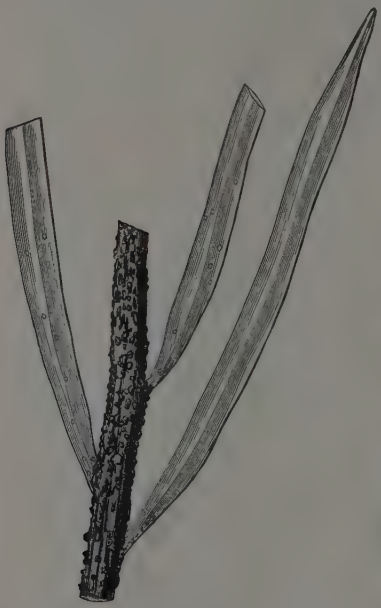


Abb. 67. Intumeszierter Zweig von *Acacia pendula*. Nach Sorauer.

Abb. 66. Intumeszierter Stengel von *Lavatera trimestris*. Nach Sorauer.

Abb. 68. Vergrößertes Stück von Abb. 67. Nach Sorauer.

Wuchernde Zellstreckungen an Stengelgliedern kommen u. a. vor bei *Acacia* und *Eucalyptus*-Arten, wobei die Intumeszenzen häufig auf die dem Lichte zugewandten Zweigseiten beschränkt sind. Bei *Malope grandiflora* und *Lavatera trimestris* bemerkt man Stengel und Zweige auf der Sonnenseite dicht mit Längsschwielen besetzt.[2])

Intumeszenzen an Blüten und Früchten

Sorauer[3]) beschreibt Intumeszenzen an den Perigonblättern von *Cymbidium lowii*. Im allgemeinen werden aber solche Bildungen an Blüten selten, häufiger hingegen an Früchten gefunden. So können unreife Hülsen von Bohnen und Erbsen, namentlich in der Nähe des Bodens, wie mit Warzen bedeckt erscheinen, eine drüsig aufgetriebene Oberfläche zeigen und den Verdacht starker Verpilzung erwecken. Auch der pergamentartige Innenrand der Hülsen kann intumeszieren. Bei manchen Erbsensorten mit sehr markigen Hülsen findet man fast alljährlich auf der festen, glatten Innenseite weiße, wie Schimmelrasen aussehende Gewebefilze.

---

[1]) Taub, S., Beiträge zur Wasserausscheidung und Intumeszenzbildung bei Urticaceen. Sitzungsber. Kais. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl. CXIX, 1, 1910, mit Taf.-Ref. in Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten **XXI**, 1911, 363.

[2]) Sorauer, P., Über Intumeszenzen. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. **XVII**, 1899, 458.

[3]) Sorauer, P., Intumeszenzen an Blüten und Früchten. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. **XIX**, 1901, 115.

Tüpfelwucherungen an Kartoffelknollen

Werden Kartoffeln in feuchter Luft aufbewahrt oder liegen sie in feuchtem Boden, so kommen an den Stellen der Kartoffelschale, wo sich normalerweise die kleinen, dunklen Tüpfel befinden, kleine Wucherungen zustande, die wie lockere, weiße Häufchen aussehen.[1]) An und für sich stellen diese Tüpfelwucherungen keine Schädigung, wohl aber ein Anzeichen dafür dar, daß die Atmungsvorgänge durch zu hohe Feuchtigkeit gehemmt sind. So entstanden solche Tüpfelwucherungen an Kartoffelknollen in besonders starkem Maße bei Versuchen von Reinmuth und Finkenbrink[2]) da, wo sie die Erde der Gefäße, in denen die Kartoffeln wuchsen, mit einer Schicht geschmolzenen Paraffins übergossen hatten. Bei Kartoffeln in Wasserkulturen sind sie eine regelmäßige Erscheinung.

Korkwucherungen

Allgemeines — Korkbildungen an Blättern

Überall da, wo Kork als normale Gewebeform gebildet wird, kann durch besondere Umstände eine abnorme Steigerung als Wucherung auftreten. Auch die reguläre Korkbildung ist in den verschiedenen Jahreszeiten in wechselnder Stärke zu beobachten. Die gewöhnlichen Rindenporen werden während der Vegetationszeit aus einer Verjüngungsschicht stets neu erzeugt; im Herbst bildet sich aus der Verjüngungsschicht statt der rundlichen Füllkorkzellen ein Verschluß von normalem Tafelkork. Bei dem Erwachen der Rindentätigkeit im Frühjahr bildet das Korkkambium wieder Füllkork, der die winterliche Verschlußschicht der Lentizelle sprengt, gerade so, wie er bei der ersten Anlage der Rindenporen die Epidermis gesprengt hatte, unter der er zuerst gebildet worden war. Je feuchter die Luft wird, desto mehr treten die wasseranziehenden, sich streckenden Füllzellen über die Oberfläche der Rinde hervor. Bekannt sind die strichförmigen, mehlartigen, abwischbaren weißen Polster, die an feuchten Standorten bei gesteigerter Luftfeuchtigkeit und Verminderung der Transpiration der Laubkrone an den glattrindigen Stämmen der Kirschen und Erlen hervorquellen. Auch die Korkwucherungen unter den Polstern der Moose und Flechten werden außer durch den Mangel an Sauerstoff durch die lokal entstehende dunstgesättigte Luft in ihrer Entstehung und Vergrößerung gefördert.

An der Basis starker Blattstiele von *Juglans regia, Sambucus nigra, Ailantus glandulosa, Paulownia tomentosa* und anderen Bäumen lassen sich im Herbst den Lentizellen ähnliche Gebilde beobachten; nur fehlt bei ihnen die Verjüngungsschicht.[3]) Spätere Untersuchungen[4]) haben gezeigt, daß nicht nur die Blattstielbasis sondern bei manchen Pflanzen die Nerven auf der Blattunterseite *(Ficus stipulata)*, ja schließlich auch die Blattflächen Korkpolster entwickeln können.

---

[1]) Vgl. Appel, O., Taschenatlas der Kartoffelkrankheiten I. T. Berlin 1925, Taf. 9.

[2]) Reinmuth, E., u. Finkenbrink, W. Experimente zur Frage der Eisenfleck. der Kartoffel. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten u. Pflanzenschutz 43, 1933, 27.

[3]) Stahl, Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Lenticellen. Bot. Ztg. 1873, Nr. 36.

[4]) Poulsen, Om., Korkdannelse paa Blade. Kjøbenhavn 1875.

Obgleich diese Korkbildung auf der Blattfläche eine fast ebenso verbreitete Erscheinung wie die auf den Blattstielen ist, mit welcher sie in Bau und Entwicklung sehr viel Übereinstimmendes hat, so ist trotz der weiten Verbreitung in diesen Bildungen ein pathologisches Moment nicht zu verkennen.

Man kann bei diesen Korkwucherungen auf Blättern zwei Typen unterscheiden.[1]) Entweder liegt die Korkfläche mit ihren Teilungswänden und ihrem meist einschichtigen Phellogen parallel zur Blattfläche in derselben Ebene, und dann erheben sich die Korkpolster über die Blattfläche in Form von Schwielen usw.; oder aber die Korkschicht und speziell ihr Phellogen liegt in Form einer uhrglasförmig eingesenkten, meist sich zunehmend vertiefenden Zone im Blattinnern. Manche Pflanzen haben beide Bildungen auf demselben Blatte.

Das äußere Aussehen dieser Korkbildungen auf Blättern, die bei Gymnospermen, Mono- und Dikotyledonen auftreten können, ist sehr verschieden. Bald sind es kleine Hügel, bald Korkplatten oder Korkstreifen von größerer Ausdehnung. Bisweilen führen die Korkwucherungen aber auch zur Bildung von Löchern, die das ganze Blatt durchbohren können (*Ilex*, *Ficus elastica*, *Pelargonium*, *Zamia*, *Ruscus*, *Camellia axillaris*, *Peperomia obtusifolia*, *Eucalyptus Gunnii* und *E. globulus* usw.). Die Anfänge der Durchbohrung zeigen sich in Form gelblicher Punkte.

Bei *Zamia integrifolia* sieht man braune, den Nerven parallel verlaufende Streifen auf den einzelnen Fiederchen, die später in diesen Streifen stückweise oder der ganzen Länge nach einreißen.

Auf älteren Blättern von *Dammara robusta* sind die Unter- und mehr noch die Oberseite mit Korkwucherungen bedeckt, welche in der Regel klein und niedrig bleiben. Im Jugendzustande stellen sie kleine rote Flecke auf der grünen Blattfläche dar; später erheben sie sich hügelartig, werden braun und zerreißen schließlich. Bei *Araucaria Cunninghamii*, seltener bei *A. Bidwillii* finden sich an älteren, vorjährigen Blättern kleine Korkhügel, die zu Leisten miteinander verschmelzen können. Bei *Sciadopitys verticillata* und *Cryptomeria japonica* treten an älteren Blättern auch bisweilen kleine Korkwärzchen auf; häufiger, meist nur auf der Unterseite, lassen sich solche Bildungen an den breiten Blättern der *Sequoja sempervirens* erkennen. Störend sind in der Gärtnerei kleine punktförmige Korkwärzchen bei *Cyclamen persicum* und die landkartenähnlichen Zeichnungen auf der Blattoberfläche bei *Pelargonium peltatum* und bei verschiedenen Blattbegonien usw. Alle diese Korkwucherungen haben sich bis jetzt nur in den feuchten Warmhäusern und Mistbeetkästen auffinden lassen.

Von den Monokotylen zeigen Korkbildungen, die in das Blatt hineindringen: *Clivia Gardenii* und *Clivia nobilis*, *Pandanus reflexus*, *Dichorisandra oxypetala*, *Billgergia iridifolia*, *Vanilla planifolia* und andere Orchideen. Solche Korkwucherungen finden sich nicht bei allen Pflanzen, nicht auf allen Blättern und nicht in allen Jahren im selben Ausmaß. Soweit die Erfahrung reicht, ist meist ein Überschuß an Feuchtigkeit in der Luft bei anhaltend hochgradiger Wasserzufuhr durch die Wurzeln und abnehmender Lichtintensität die Ursache; daß

[1]) Bachmann, Über Korkwucherungen auf Blättern. Pringsheims Jahrb. **XII**, 1880, H. 2, 191.

aber bei langsam wachsenden Pflanzen auch die erhöhte Nährstoffzufuhr allein solche Erscheinungen hervorrufen kann, wurde oft, z. B. an *Clivia*, in der trockenen Luft im Zimmer beobachtet.

Korksucht der Kakteen

Diese Krankheit, eine ständige Sorge der Züchter, äußert sich bei den verschiedenen Kakteenarten in dem Auftreten trockener, papierartig aussehender Stellen. Bald rostgelbe, bald grün bleibende, etwas glasig aussehende Flecke breiten sich entweder zu großen, korkfarbigen Flächen aus oder werden zu Vertiefungen, die wie vernarbte Fraßstellen erscheinen. Sorauer[1]) fand bei *Cereus flagelliformis* bei schwerer Erkrankung zwar die Stengelspitzen noch frisch und grün, aber in kurzer Entfernung von der Spitze begann eine Zone rostfarbiger Flecke, die meist unterhalb eines Stachelpolsters ihren Anfang nahm. Die Flecke verschmolzen allmählich zu einer rostigen Fläche, die hier und da schülfrig aufriß.

An dem gesunden Teil bestand das Oberhautgewebe aus zwei Lagen von unregelmäßig vier- bis sechsseitigen Zellen mit verdickter, stark kutikularisierter Außenwand. An den rostigen Stengelstellen hatte sich in den Oberhautzellen Kork gebildet. Die teils mauerförmig, teils unregelmäßig gelagerten Korkzellen traten allmählich kappenartig hervor und rissen schließlich am Gipfel des Hügels entzwei, wobei die kutikularisierte Außenwand der oberen Epidermislage gesprengt wurde.

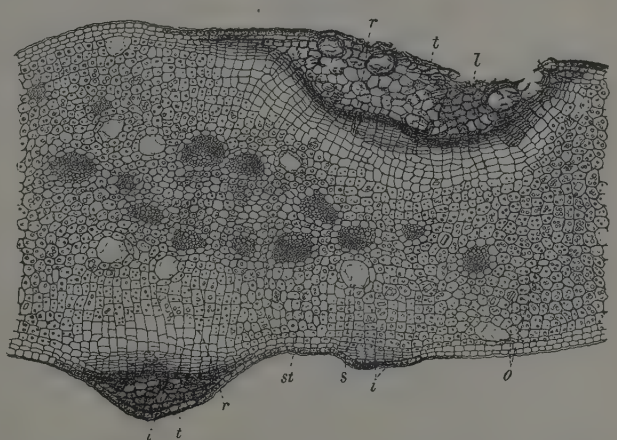


Abb. 69. Stammstück eines Phyllocactus, das unterseits Korkwucherungen in Schwielen zeigt, während auf der Gegenseite der Durchlöcherungsprozeß beginnt. Nach Sorauer. *st* = Stärke; *S* = Schleimzellen; *O* = Kalkoxalatprismen und -drusen; *i* = inhaltsarme, peripherische Gewebe; *t* = Tafelkorklage; *l* = Löcher; *r* = Rindenzellen mit stark verändertem Inhalt = Stellen, wo die Korkbildung am schnellsten in das Blattinnere hinein fortschreitet.

Bei anderen *Cereus*-Arten erschienen einzelne Seiten des Stengels auf größere Strecken weißlich und trocken. Hier hatten sich Korklagen gebildet. An jungen Flecken drückten die Zellen der Rinde das Korkgewebe nach außen hervor und verursachten auf diese Weise weißlich aussehende Blasen oder Schwielen.

Bei den Gattungen *Opuntia* und *Phyllocactus* tritt jene Art der Korkwucherung, welche zur Bildung vertiefter Stellen oder zur gänzlichen Durchlöcherung führt, mehr in den Vordergrund.

[1]) 5. Aufl. dieses Handbuchs 450.

Die Erkrankung beginnt wahrscheinlich infolge einer lokalen Häufung abbauender Enzyme und Steigerung des Säuregehaltes, wobei eine Verarmung an Inhaltsstoffen eintritt und Streckungsvorgänge der Zellen veranlaßt werden. Es entsteht eine „innere Intumeszenz", die, wenn sie bis in die Nähe der Oberfläche fortgeschritten ist, die Korkbildung einleitet. Greift die Verarmung des Zellinhalts weiter nach rückwärts in die innere Rinde hinein, so wird immer mehr Kork gebildet. Da derselbe bei dem Wachstum des Organs der Streckung nicht folgen kann, so muß er zerreißen. Bei der Bildung oberflächlicher Schwielen werden dieselben schließlich gesprengt. Bei der nach der Tiefe fortschreitenden Korkbildung aber reißt der Korkzylinder lochartig auf, und es entstehen tiefe Gruben, die zur vollkommenen Durchlöcherung führen können.

Durchlöcherte oder gefensterte Blätter[1])

An zahlreichen Pflanzen[2]) findet man mitunter die Blätter vielfach durchlöchert, als hätte ein Tier die Flächen zwischen den Rippen herausgefressen. Es können Fälle eintreten, bei denen einzelne Blätter fensterartig durchbrochen erscheinen. Derartige Blätter sind nicht selten verbogen und gekräuselt, sterben aber nicht vorzeitig ab. Die Triebe selbst lassen keine Erkrankung erkennen und entwickeln häufig in den Achseln der gefensterten Blätter neue Sprosse mit normaler Belaubung.

Abb. 70. Kartoffelblatt infolge krankhafter Korkbildung durchlöchert. Nach Sorauer.

Ein extremer Fall betraf Kartoffeln, deren Triebe zu Anfang des Monats Juli an einzelnen Stauden nur durchlöcherte Blätter zeigten. Während die unteren meist nur vereinzelte Löcher aufwiesen, waren die oberen in den Interkostalfeldern lang zerspalten und durch Zerstörung der Randpartien mannigfach zerschlitzt. Manchmal sahen die jüngeren Blätter federartig aus, da die einzelnen Teilblättchen nur aus den Rippen mit ganz schmalem Saum bestanden.

Zwischen den Durchlöcherungen ließen die Blattflächen bei durchfallendem Lichte vergilbte Punkte erkennen, welche die Anfangsstadien des Verkorkungsprozesses darstellten. Die Korkbildung ist hier nicht das Primäre, sondern eine

[1]) Äußerlich mitunter etwas ähnliche Erscheinungen durch Frost.
[2]) Sorauer, 5. Aufl. dieses Handbuchs 449.

Folgeerscheinung. Die ersten Anzeichen der Erkrankung äußern sich in dem Verblassen einzelner Mesophyllgruppen, meist in der Nähe feiner Nervenäste.

Auch bei den Durchlöcherungen der Blätter anderer Pflanzen lassen sich als Anfangsstadium Verarmung und Vergrößerung einzelner Zellgruppen erkennen, und es reihen sich daher die Fälle naturgemäß an die Intumeszenzerscheinungen.

Bei dem Zustandekommen der Durchlöcherungen spielt die individuelle Ernährung eine Hauptrolle, denn man findet oft an denselben Standorten gänzlich „zerfressene" Pflanzen neben nahezu normalen. Nach Beobachtungen in dem feuchten, wenn auch regenarmen Sommer 1919 scheint neben der Luftfeuchtigkeit auch mangelnde Wärme, besonders der Nächte, bei der Durchlöcherung der Blätter mitzuwirken, besonders bei *Pelargonium* usw.[1])

Warzen an Stielen und Stengeln

Stapf[2]) erwähnt bei seinen Studien über die Kartoffelpflanze, daß sich die Spaltöffnungen zu Lentizellen entwickeln, wenn die Transpiration aufgehoben wird. Ferner fand Haberlandt[3]), daß bei waagrechten Zweigen verschiedener Bäume (Linde, Ulme, Gleditschie u. a.) die Lentizellen an der feuchter gestellten Unterseite stets zahlreicher als an der Oberfläche auftreten.

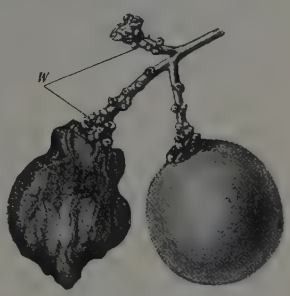


Abb. 71. Weinbeeren mit Korkwarzen (*W*) am Fruchtstiel. Nach Sorauer.

Wird diese Lentizellenbildung ins Krankhafte gesteigert, ergeben sich in der bekannten Weise Korkwucherungen und Warzenbildungen. So ist das Auftreten von Korkwarzen an Beerenstielen der Weintrauben nur bei feuchter Luft beobachtet worden.

Die Warzen werden an der Ansatzstelle der Beeren am reichlichsten entwickelt; stärkere Äste der Fruchtspindel pflegen glatt zu bleiben, und es erkranken in der Regel auch nur einzelne Trauben eines Stockes. Die Krankheit ist, solange warme, trockene Witterung herrscht, bedeutungslos, wird aber gefährlich, wenn sich bei anhaltend feucht-warmem Wetter Parasiten einnisten. Folgt dann eine scharfe Trockenperiode, so schrumpfen einzelne starkwarzige Stielchen und die dazugehörigen Beeren.

Bei andauernd trüber, warmer und feuchter Witterung oder zu stark unter dem Laube versteckten Trauben finden Myzelpilze, namentlich *Botrytis cinerea*, günstige Entwicklungsbedingungen.

Die Erscheinung ist in Treibhäusern häufig, und hier muß die geschlossene, feuchte Atmosphäre durch Lüften bei gleichzeitigem Heizen verbessert werden. Zeigen sich warzige Beerenstiele im Freien, lichte man das vor den Trauben

---

[1]) Vgl. auch Lingelsheim, A., Eine neue Krankheitserscheinung an Kultur-Pelargonien. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten **XXVI**, 1916, 375—378.

[2]) Stapf, Beiträge zur Kenntnis des Einflusses geänderter Vegetationsbedingungen usw. Verh. d. Zool.-Bot. Ges. Wien **XXVIII**, 1878, 231; **VI**, 1878, Abt. I, 214.

[3]) Haberlandt, Beiträge zur Kenntnis der Lenticellen. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. LXXII, Abt. I, Juliheft 1875.

befindliche Laubwerk stärker aus und schüttle wenn möglich nach Regen das Wasser ab.

Als Begleiterscheinung der Korkwarzen beobachtete Sorauer einmal bei jungen Weinblättern am Grunde zwischen stärkeren Seitenrippen lippenartig einander gegenüberstehende Flügel der Blattfläche. Diese Auswüchse (Emergenzen) waren durch Aufbrechen der Blattfläche (meist über einem Gefäßbündel) entstanden.

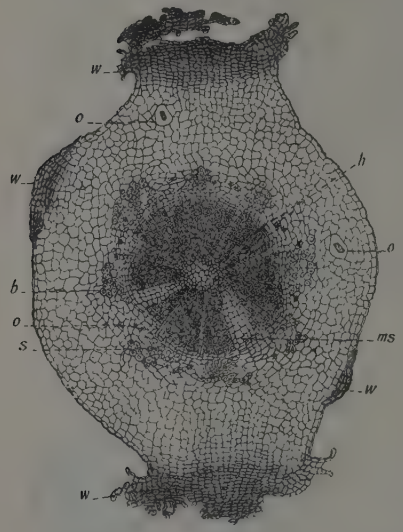


Abb. 72. Querschnitt durch den warzigen Fruchtstiel einer Weinbeere. Nach Sorauer.

ms = Markstrahlen; *h* = Holzring; *b* = Hartbastgruppen; *S* = Siebelemente; *O* = Kalkoxalatkristalle; *w* = verschiedene Stadien der Korkwarzenbildung.

Von den Korkwarzen sind gelegentlich auftretende Knötchenbildungen an den Stielen der Weinbeeren zu unterscheiden, die sich durch die Art ihrer Entstehung, Fächerung und Überverlängerung des Rindenparenchyms bei fehlender Korkwucherung als Intumeszenzen darstellen.

Anhangsweise sei hier noch das Chagrinieren der Rosenstämme angeführt. Hochstämmige Rosen werden bekanntlich über Winter niedergelegt und zugedeckt. Junge, glattrindige Stämme findet man bisweilen im Frühjahr nach dem Herausheben aus der Bedeckung mit kleinen Warzen besät, die zum Teil mit einem bleichen oder braunroten Hof umsäumt sind. Es handelt sich um Lentizellenwucherungen, die unterhalb der Spaltöffnungen die Schließzellen auseinandertreiben. Dort, wo ein verfärbter Hof sich vorfindet, ist Myzel nachweisbar.[1])

Wassermangel — Trockene Luft

Innerhalb der ökologischen Streubreite einer Pflanzenart laufen dem Übergang von feuchtem zu trockenem Klima Anpassungserscheinungen parallel, die sich ganz allgemein folgendermaßen charakterisieren lassen: Fläche und Volumen der Pflanze nimmt ab, die Zahl der Spaltöffnungen und der Chloroplasten auf gleiche Flächeneinheit der Blätter verhältnismäßig zu. Die osmotischen Werte steigen unter dem Einfluß trockenen Klimas — ähnliche Wirkungen rufen erhöhte Lichtintensitäten, hohe und tiefe Temperatur hervor. (Die xeromorphen Merkmale häufen sich im kontinentalen Trockengebiet, im Hochgebirge und in hohen Breitengraden, die hygro- und mesomorphen Formen im ozeanischen Klimagebiet, bei geringeren Lichtintensitäten und bei mittleren Temperaturen.) Unter dem Einfluß hoher osmotischer Werte des Zellsaftes führen reversible

[1]) Vgl. auch *Coniothyrium Wernsdorfiae*, dieses Handbuch 5. Aufl., Bd. III, 479.

Plasmaentquellungen zu vermehrter Zellteilung. Zellen und Interzellularen werden kleinräumiger, die Festigungsgewebe kräftiger entwickelt. Eingehende Angaben der Literatur gibt u. a. H. Walter.[1])

Innerhalb ihrer ökologischen Streubreite ist die Pflanzenart auf die Verhältnisse des gegebenen Feuchtigkeitsklimas eingestellt. Mit pathologischen Erscheinungen reagiert sie erst bei außerhalb der Norm liegenden Abweichungen des Witterungsganges, bei Übertragung in ein anderes Klimagebiet oder bei Orts- oder Klimawechsel, der zu plötzlich eintritt, als daß, soweit überhaupt möglich, gesunde Ausgleichsvorgänge schnell genug nachkommen könnten. Je stärker und je plötzlicher der Kontrast zwischen Konstitution der Pflanze und Klimaänderung, desto auffälliger und krankhafter werden sich Störungen des Wasserhaushaltes äußern. Dabei ist es nicht gleichgültig, welche Entwicklungsstufen der Pflanzen vom Wassermangel getroffen werden. Im Laufe ihrer Vegetation durchlaufen viele Pflanzenarten „kritische Perioden", während deren sie besonders empfindlich gegen Trockenheit sind.[2]) Meist liegen derartige kritische Perioden vor und während jenes Entwicklungsstadiums, in dem die Pflanze beginnt, vom vegetativen Wachstum zum generativen (Schossen des Getreides, Blüte) oder zur Ausbildung von Erhaltungs- bzw. Überwinterungsorganen (Rübenkörper, Kartoffelknollen) überzugehen (S. 330 u. 350).

Beschädigungen an Blättern und Blüten von Zierpflanzen

Die häufigsten und alltäglichsten Beispiele dafür, daß Pflanzen, die sozusagen mit ihrer ganzen Konstitution in ein „Klima" hineingewachsen sind, bei plötzlicher Änderung schwer geschädigt werden können, liefern die in Töpfen gezogenen Zierpflanzen. Der Gärtner zieht sie großenteils in Gewächshäusern mit feuchtwarmer Luft, und auch in den Blumenläden wird durch Zerstäuben von Wasser die Feuchtigkeit der Luft hochgehalten. Von dort gelangen sie in die Zimmer der Wohnungen, deren Luft, besonders wenn noch Zentralheizungen ihren Einfluß geltend machen, meist ganz wesentlich trockener ist. Manche Pflanze, wie die Zimmerlinde, kann nach einem derartigen „Klimawechsel" von feuchter zu trockener Luft binnen wenigen Tagen nicht nur ihre Blüten sondern auch ihre Blätter zum großen Teil abwerfen. Pflanzen, die im Sommer im Freiland standen und von dort in die Zimmer gebracht werden, verhalten sich ähnlich. Dabei wirken hier wie im ersten Fall ungünstige Veränderungen des „Lichtklimas" als krankheitauslösende Ursachen mit. Meist sind es gerade die Pflanzen mit den größten und schönsten Blättern, die am stärksten leiden, denn diese Blätter sind häufig nicht nur eine Folge der Heranzucht der Pflanzen in feuchter Luft, sondern auch in künstlich gedämpftem Licht und stellen schon den Anfang zum Etiolement dar (S. 345).

---

[1]) Walter, H., Der Wasserhaushalt der Pflanzen in quantitativer Betrachtung. Samml. Naturwiss. u. Landwirtschaft H. 6, 1925; ders., Die Anpassungen der Pflanzen an Wassermangel. Samml. Naturwiss. u. Landwirtschaft H. 9, 1926, Freising, Datterer.

[2]) Vgl. Holdefleiß, Agrarmeteorologie. Berlin, Parey 1930; Brouwer, Die „kritischen Zeiten" und das ökologische Optimum der Witterungsfaktoren. Pflanzenbau 3, 1926/27, 330; Gösele, L., Die Abhängigkeit der Ernteerträge von der Niederschlagsmenge während der Hauptwachstumszeit. Wiss. Arch. f. Landw. A. 4, 1930, 271.

Selbst Pflanzenarten, die an und für sich Trockenheit gut vertragen, wie Palmen, Drazänen und andere können nach einem Wechsel des Feuchtigkeitsgehaltes der Luft trockene Blattspitzen oder vergilbte Blätter zeigen. An Fächerpalmen, die während des Sommers mit ihren Kübeln im Boden eingegraben im Freien innerhalb des luftfeuchten Parks der Auenlandschaft des englischen Gartens bei München standen und sich recht gut und gesund entwickelten, vertrockneten zahlreiche Blattspitzen als Folge eines starken und mehrere Tage anhaltenden trockenen Föhns, während andere Pflanzenarten nicht oder kaum geschädigt wurden. Die Beispiele zeigen, wie relativ die Stellung der Pflanze zu den Feuchtigkeitsbedingungen der Luft sein kann. Durch verstärktes Gießen der Erde und erhöhte Wasserzufuhr zu den Wurzeln lassen sich derartige Beschädigungen nicht aufhalten, vielmehr kann bei der erzwungenen Stockung der Pflanzen leicht Wurzelfäulnis durch feuchten und luftarmen Boden hervorgerufen und so der Blattfall und dergleichen noch verstärkt werden.

Häufiger als man gemeinhin annimmt, zeigen sich die Folgen großer Lufttrockenheit bei den Blüten, namentlich bei gefüllten. Schon normalerweise entfalten sich gefüllte Blüten derselben Art langsamer als ungefüllte, wohl infolge des größeren Verbrauches an Nährstoffen und Wasser. Die Transpiration gefüllter Blüten ist sehr groß und häufig kaum durch Begießen der Wurzeln zu ersetzen. Bei Lufttrockenheit kann ihr Wasserhaushalt abreißen, und sie fallen oft halbgeöffnet ab. Besonders häufig ist dieses Abfallen bei den gefüllten männlichen Blüten der Knollenbegonien. Sorauer konnte dieses Abfallen während des trockenen Sommers 1904 dadurch verhindern, daß er die Knollenbegonien über weite, mit Wasser gefüllte Becken stellte.

Das Abfallen der männlichen Blüten (die weiblichen kamen stets zur Entfaltung) kündigt sich dadurch an, daß die Blüte die nickende Stellung der Knospe beibehält. Mit der Lupe erkennt man an der Ansatzstelle der Blütenblätter einen schmalen, braunen Ring. Das jugendliche Gewebe ist in Wandung und Inhalt tief braun und zusammengefallen. Zwischen der Basis der Blumenblätter und der sie tragenden Achse bilden sich große Lücken durch Schrumpfen und Zerreißen des Gewebes der Blumenblattbasis, bis schließlich die Blumenblätter nur noch an wenigen Geweberesten festhängen. Das Absterben des Basalteils erweist sich als ein vorzeitiges Ausleben; denn man findet in dem Gewebe nur noch spärliche plasmatische Flocken als Zellinhalt. In der Nachbarschaft der abgestorbenen Gewebe zeigt sich eine abnorme Häufung von teilweise ausgebildeten Einzelkristallen des oxalsauren Kalks als letzter Rest der veratmeten organischen Substanz.

Eine zweite Art mangelhafter Blütenentfaltung infolge der Lufttrockenheit wurde bei Liliazeen und Amaryllidazeen beobachtet; sie bestand darin, daß die Perigonzipfel an den Spitzen verklebt blieben, vergilbten, einschrumpften und zu einer schließlich brüchig werdenden Masse zusammentrockneten. Der wirtschaftliche Schaden ist nur dann von Bedeutung, wenn es sich bei der Blumentreiberei um die Entfaltung großer Einzelblüten wie bei *Lilium auratum* und *L. longiflorum*, *Hippeastrum robustum* usw. handelt.

An letzterer Art, die bei den Gärtnern auch als *Amaryllis Tettani* bekannt

ist und wegen ihres leichten Blühens als Zimmerpflanze vielfach gezogen wird, beobachtete Sorauer die Öffnungsmechanik und deren unvollkommenes Funktionieren bei Trockenheit und beschreibt die Störung eingehender.[1])

Knospenbeschädigung

Bei der Knospenentfaltung sind zwei Zustände auseinanderzuhalten: die Öffnung der Knospen und das Hervorbrechen des jungen Triebes kurz nach der Öffnung. Setzt eine längere Trockenperiode im zeitigen Frühjahr ein, wie sie in der Regel mit andauerndem Ostwind verbunden ist, so wird ebenso wie oft im Zimmer der auf abwechselnder Wirkung von Sonnenschein und Regen oder Tau beruhende Öffnungsvorgang der Knospe behindert. Die in dem Knospenschuppengewebe vieler Baumarten meist durch Membranschmelzung entstehenden Gummimassen müssen zur Erleichterung der Knospenentfaltung durch Regen erweicht sein, während die harzartigen und teilweise balsamischen Schmelzungsprodukte in den Knospenschuppen, durch den Sonnenschein erwärmt und erweicht, dem Druck der schwellenden Knospe gleichzeitig nachgeben. Bei anhaltend trockener, meist windiger Frühjahrswitterung wird die Knospenentfaltung nun dadurch gestört, daß die Innenseite der lebenden Knospenschuppen an ihrem notwendigen Wachstum verhindert wird und die letzteren sich daher nicht genügend zurückschlagen können.

Bei der zweiten Art der Schädigung wird die hervortretende junge Triebspitze plötzlich den scharfen Sonnenstrahlen und der hochgradigen Verdunstung in abnorm trockener Luft ausgesetzt, nachdem sie bereits den schützenden Mantel der Knospenschuppen abgestreift hat.[2])

Zur Zeit des Laubausbruchs wachsen die Innenseiten der bisher dachartig zusammengeneigten Schuppen, die bekanntlich nichts anderes als reduzierte, auf ihren Stipularteil beschränkte Blätter sind, an der Basis weiter, während die sklerotisierte Außenseite dies nicht tut. Folglich wird die Basis der nunmehr vom Rand her vertrocknenden Schuppe fleischig, polsterförmig und drückt sie dadurch gespreizt nach außen. Dies ist der Zeitpunkt der Gefahr; denn nun ist der zarte, junge Trieb nahezu schutzlos den Temperaturschwankungen ausgesetzt. Daher findet man im Frühjahr bisweilen durch Frosteinwirkung hervorgerufene innere Zerklüftungen (siehe Kapitel Frostwirkungen) oder Schrumpfungserscheinungen nach anhaltend trockenen Winden.

Gleichviel auf welche Weise bei den einzelnen Baumarten der Schutzapparat der Knospenschuppen gebildet wird, ob aus sklerotischen Zellagen oder aus Korkschichten, Haarfilz oder Harzmassen, so steht doch die eine Tatsache fest, daß diese Apparate je nach der Witterung und Nahrungszufuhr zur Zeit ihrer Anlage sich in den verschiedenen Jahren verschieden ausbilden und daher im folgenden Frühjahr von verschiedener Schutzkraft sind. Wenn z. B. der Sommer feucht und trübe gewesen ist, neigen die Deckschuppen in ihrer Entwicklung mehr zur Natur des grünen Laubblattes, ihre Zellen werden größer, aber weniger

[1]) Sorauer, 5. Aufl. 484.

[2]) Vgl. dazu Abb. bei Grüß, J., Beiträge zur Biologie der Knospe. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. **XXIII**, 637ff.

verdickt und reagieren im Frühjahr schneller auf die Turgeszenzsteigerung der Gewebe und weichen leichter auseinander. Damit wird die Sproßanlage frühzeitig den Unbilden der Frühjahrswitterung ausgesetzt und unter Umständen zu schnell ihres Transpirationsschutzes beraubt.

Dieser Faktor ist nicht zu unterschätzen, denn Grüß berichtet, daß auf Entfernung der äußeren, stärkeren Deckschuppen von Eichenknospen fast regelmäßig deren Zugrundegehen folgt, und zwar selbst dann, wenn die Temperatur nicht sank und Feuchtigkeit in genügendem Maße vorhanden war. Auch die inneren, zarthäutigeren Tegmente vertrockneten, da sie an die Transpirationssteigerung nicht gewöhnt waren. Unter gleichen Bedingungen gehaltene, unverletzte Knospen entwickelten sich weiter.

Ein Versuch mit ihrer ganzen Knospendecke beraubten Buchenknospen ergab, daß die jungen, bloßgelegten Blätter viel länger frisch blieben als bei der Eiche. Dieses Verhalten dürfte dem Umstande zuzuschreiben sein, daß die jungen Buchenblätter vor zu starker Transpiration und dem Vertrocknen durch ihre Behaarung besser geschützt werden. Dafür spricht auch die Beobachtung von Grüß, daß sich bei *Aesculus hippocastanum* die jungen, bekanntlich sehr dicht behaarten Blätter trotz Entfernung der Knospendecken normal entfalten. Die Wirksamkeit des Harzschutzes ergibt sich aus einem Beispiel bei *Abies Pinsapo*. Hier vertrockneten diejenigen Knospen, deren Harz durch Schwefelkohlenstoff entfernt worden war. Die Ausbildung der Knospen kann man nicht beeinflussen.

Können bei eingetopften Zierpflanzen durch Verbringen in andere Luftfeuchtigkeitsbedingungen Schäden hervorgerufen werden, so bei den Freilandpflanzen durch Einwirkung von Trockenheitsperioden.

Sommerlicher Laubfall der Bäume

Unsere sommergrünen Bäume werfen vom Frühjahr an Laub ab. Der Vorgang wird im allgemeinen wenig beachtet; bei *Acer negundo* in städtischen Anlagen kann es auffallen. Es handelt sich um eine ganz normale Erscheinung: Blätter, die im Laufe der Vegetation durch später entfaltete in eine ungünstige Ernährungslage, besonders was die Assimilation anlangt, gekommen sind, werden arbeitsunfähig und fallen ab. Es dürfte sich um einen Vorgang handeln, mit dem die im Laufe der Jahre erfolgende natürliche „Auslichtung" der Kronen zusammenhängt. Als pathologisch hingegen ist der oft plötzliche und starke Blattverlust anzusehen, dem oft eine unzeitgemäße Herbstfärbung vorausgeht. Wiesner[1]) bezeichnet dieses Laubabwerfen im Gegensatz zum normalen „Sommerlaubfall" (vgl. S. 342) als „Hitzelaubfall", der offenbar in erster Linie infolge einer übermäßigen Transpiration, mit welcher die Zufuhr von Wasser vom Stamme her nicht mehr gleichen Schritt hält, eintritt. Da nach Wiesner vom „Hitzelaubfall" mehr die im Inneren der Baumkrone befindlichen als die periphe-

[1]) Wiesner, J., Über den Hitzelaubfall. Jahresber. d. Dtsch. Bot. Ges. **XXII**, 1904, 501; vgl. auch Speyer, W., Über den Laubfall an Apfelbäumen und das Abfallen unreifer Kirschen im niederelbischen Obstbaugebiet. Nachrichtenbl. f. d. Dtsch. Pflanzenschutzdienst 6, 1926, Nr. 12.

rischen Blätter betroffen werden, ist auch daran zu denken, daß bei übermäßiger Transpiration infolge Lufttrockenheit und starker Bestrahlung die äußeren Blätter den tiefer gestellten das Wasser wegsaugen. Wiesner selbst glaubt, daß sich die in geschlossener Lage befindlichen Blätter stärker erhitzen als die äußeren, weil ihre Wärmeausstrahlung gegenüber jener der unbeschatteten behindert sei. Sorauer[1]) vertritt die Ansicht, daß die heller gestellten Blätter deshalb langlebiger seien, weil sie mehr organische Substanz erzeugen, mehr Reservestoffe besitzen und deshalb einer gesteigerten Verdunstungs- und Atmungstätigkeit besser gewachsen wären. Vor allem bei Linden ist nach Wiesner ein derartiger „Hitzelaubfall" häufig, besonders wenn durch Wärmerückstrahlung von Straßen und Häusern Hitze und Lufttrockenheit gesteigert wird. Lufttrockenheit und reicher Sonnenschein wirken ursächlich zusammen. Bei alleinigem Wassermangel im Boden vertrocknet das Laub, bleibt aber meist am Zweige hängen.

In Wasserkulturversuchen E. Hiltners verloren Erlen, die keine Wurzelknöllchen besaßen im Gegensatz zu solchen mit Wurzelknöllchen nach Erneuerung der Nährlösung durch eine solche von doppelter Stärke ihre Blätter bis auf wenige an den Zweigspitzen. Zunächst bekamen die Blätter braune Flecken, um dann im Laufe von zwei bis drei Wochen abzusterben und abzufallen. E. Hiltner führte dieses Blattabsterben auf aggressive Wirkung zu hoher Salzkonzentration zurück, gegen deren Aufnahme die Knöllchen einen Schutzfilter bildeten. Es ist möglich, daß auch beim „Hitzelaubfall" derartige Salzwirkungen mitspielen.[2]) Mit der sommerlichen Entlaubung, von der oft nur die Zweigspitzen ausgenommen bleiben, tritt eine vorzeitige Ruheperiode der Bäume ein, der nach Wiedereinsetzen feuchter Witterung ein zweiter Trieb folgt. Dabei können die sich entwickelnden Achselknospen etwa noch sitzen gebliebene Blätter abstoßen (Treiblaubfall nach Wiesner). Dieser zweite Trieb ist, da er meist nicht mehr die nötige Holzreife erlangt, gegen Winterfrost und trockene Winterwinde sehr empfindlich.

Anhaltende Trockenheit kann beim Wein zum Welken der Blätter und der Trauben während der heißen Tageszeit führen. Während der Nacht erholen sich die mittags schlaff gewordenen Blätter wieder. Anders äußern sich die Folgen zu intensiver Besonnung: die Blätter trocknen vom Rande her bis zur Hälfte ihrer Fläche ein und rollen sich teilweise nach oben ein. Damit hängt wohl die Bezeichnung „Laubrausch" oder „Rauschbrand" zusammen.[3])

Die Röte des Hopfens und anderer Pflanzen

Zu den pathologischen Erscheinungen, die in erster Linie mit auf Lufttrockenheit zurückgeführt werden, gehört eine als „Sonnenbrand", „rote Lohe" oder „Fuchs" bezeichnete Krankheit des Hopfens, bei der von unten her fortschreitend die Blätter an den Randpartien wie auch zwischen den Nerven fleckig

[1]) 5. Aufl. dieses Handbuchs.

[2]) Hiltner, E., Störungen gesunden Pflanzenwachstums durch unausgeglichene Ernährung. Fortschr. d. Landw. I, 1926, H. 11, 329.

[3]) Lüstner, G., in Babo u. Mach, Handbuch des Weinbaues. Parey 1924, 457.

werden. Anfangs erscheinen die erkrankten Stellen infolge von Chlorophyllzerstörung gelblich, später rötlich und endlich trocken und gebräunt. Die Blätter zeigen von Tag zu Tag länger andauernde Welkungsanzeichen, während die oberen und jungen Triebe der Hopfenreben noch weiter grünen, sich freudig entwickeln und lediglich gegenüber solchen von gesunden Pflanzen etwas kleiner werden. Erfaßt die Krankheit auch die oberen Teile mit den Blütenständen, so kann sie zu ziemlichen Gewichtsverlusten der Ernte führen, deren frühzeitige Vornahme sich empfiehlt. An reicher mit Stickstoff (Salpeter) gedüngten Pflanzen sollen sich nach Fr. Wagner[1]) derartige Schadwirkungen von Lufttrockenheit in geringerem Maße äußern. Auch das „Stangenrot" des Hopfens wird auf Trockenheit der Luft während der Ausbildung der Blütenstände zurückgeführt.

Die Tatsache, daß sich diese Erkrankungen des Hopfens kaum durch Begießen, wohl aber, wie Sorauer mitteilt, durch abendliches Bespritzen bekämpfen lassen[2]), läßt vermuten, daß sie dann eintreten, wenn im Verlauf von Trockenperioden selbst der nächtliche Taufall den Wasserbedarf des Blattes nicht mehr zu decken vermag (S. 400 u. 450).

Ähnliche Verfärbungen als Folge von Wassermangel sind bei Lein beobachtet worden und als Röte *(le rouge)* oder, bei vorzeitigem Vergilben der Stengelspitzen, als Gelbsucht *(le jaune)* bezeichnet worden.

Auch beim Getreide und bei wildwachsenden Gräsern zeigten sich häufig als Folge des Zusammenwirkens von Trockenheit und hohen Lichtmengen[3]) rötliche Verfärbungen. Kommt es bis zum Absterben der Blätter, so schrumpfen diese, wie Sorauer ausführt, nicht in dem Maße wie normal absterbende Altersblätter, da der reichere Zellinhalt durch sein Austrocknen die Wandungen steift und ein Zusammenschrumpfen mehr oder weniger verhindert. Restkörper der Chlorophyllzersetzung, welche in die Karotingruppe gehören, können ähnlich wie Stärke mit Jod reagieren und nach Sorauer noch vorhandene stärkere Assimilationstätigkeit vortäuschen.

Störungen der Wasserbilanz bei veredelten Obstbäumen und bei Nadelhölzern — Schütte

Störungen der Wasserbilanz stellen sich häufig als Folge eines ungenügenden Zusammenstimmens der Wasserbeschaffung durch die Wurzeln und der Wasserabgabe der Blätter in trockener Luft ein. Der Boden kann dabei sogar genügend viel Feuchtigkeit enthalten, aber die Konstitution der Pflanze ist der Spannung „feuchter Boden zu sehr trockener Luft" nicht gewachsen. Ein solcher Fall kann eintreten, wo schnellwüchsige Obstsorten auf Zwergunterlage veredelt sind, die nicht imstande ist, die erhöhten Wasseransprüche während Lufttrockenheitsperioden (vgl. S. 467 ff.) zu befriedigen. Birnen auf Quitten veredelt widerstehen Trockenzeiten schlechter als solche auf Wildling (vgl. S. 352).

---

[1]) Wagner, Fr., Salpeterdüngungsversuche des deutschen Hopfenbauvereins. Wochenbl. d. Landw. Ver. in Bayern 1904, 182.

[2]) Sorauer, 5. Aufl. 252.

[3]) Klebahn, H., Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten **IV**, 1894, 282; Sorauer, Dtsch. Landw. Jahrb. 1904, 596.

Was die Wasserbilanz anlangt, liegen die Verhältnisse ähnlich dort, wo starke und trockenheitsbegünstigende Wärme, meist Strahlungswärme, das Leben und damit den Wasserhaushalt der oderirdischen Pflanzenteile anregt zu einer Zeit, in der der Boden noch gefroren ist.

Im Hochgebirge zeigen selbst auf feuchteren Böden die meisten Pflanzen xeromorphen Bau: Dort oben friert zur Zeit der beginnenden Vegetation der Boden oft noch während der Nacht, und die Pflanzen würden, wären sie nicht gegen die Gefahr geschützt, am Morgen bei Beginn der kräftigen und warmen Höhensonnenstrahlung schneller Wasser abgeben, als sie dies ersetzen können. Auch wenn der Boden gar nicht gefroren, aber doch noch sehr kalt ist, wird die Wasseraufnahme der Wurzeln sehr herabgesetzt.

Derartige Erschwerungen der Wasserzufuhr bilden nach Ebermayer auch eine Ursachenkomponente der Schüttekrankheit der Nadelhölzer, besonders der Kiefer. Daß es auch parasitäre Schütten gibt, steht nach den Versuchen von Tubeuf[1]) fest (vgl. dieses Handb. V. Aufl. Bd. II (S. 681).

Soweit physiologische Gründe mitspielen, äußert sich die Schütte am schwersten an zwei- bis vierjährigen Sämlingen, deren Nadeln, und zwar im Gegensatze zum normalen Nadelabfall zuerst die jüngsten und nicht die älteren, im Frühjahr plötzlich braungelb oder braunrot werden, wie verbrannt aussehen und schließlich abfallen. Im Windschutz geschlossener Bestände stehende junge Pflanzen schütten nicht — während solche auf Kahlflächen von der Krankheit sehr heftig heimgesucht werden können. Pflanzen mit gestutzten Wurzeln leiden mehr als solche mit langen und kräftigen Wurzeln; in Gebirgsgegenden ist die Schütte selten, und wo sie auftritt, fast nur auf Süd- und Westseiten beschränkt. In trockenen Frühjahren mit starkem Wechsel von hellen, warmen Tagen mit kalten Nächten kommt die Schütte am häufigsten, oft strich- und fleckenweise, vor. Man hat beobachtet, daß gegen Mittagssonne durch anschließenden Holzbestand geschützte Pflanzen nicht erkrankten im Gegensatz zu ungeschützten. Selbst Besenginster soll Schutz gewähren, sein Heraushauen die Neigung zur Schütte begünstigen.

Ebermayer[2]) führt zur Frage der Schütte mehrjährige Beobachtungen an, nach denen im März und April die Bodentemperatur bis zu $1\frac{1}{4}$ m kaum mehr als 5^0 C beträgt, während die Lufttemperatur selbst im Schatten nicht selten bis zu 18—23^0 C steigt. Verstärkend auf die Spannungen des Wasserhaushaltes dürfte mitwirken, daß nach den Feststellungen von A. Engler[3]) die Nadelholzwurzeln im Gegensatz zu den Laubholzwurzeln während des Winters in eine absolute Wachstumsruhe verfallen. Sorauer, der besonders die schroffen Temperaturgegensätze für die Schütte verantwortlich macht, glaubt, daß nur die Nadelbasis erregt wird und die Trennungsschicht ausbildet, während er eine zu

[1]) v. Tubeuf, Studien über die Schüttekrankheit der Kiefern. Arb. d. biol. Abt. am Kais. Gesundheitsamt 1902, H. II, 1.

[2]) Ebermayer, Die physikalischen Einwirkungen des Waldes auf Luft und Boden. Result. d. forstl. Versuchsanstalt in Bayern. Aschaffenburg 1873, I, 251.

[3]) Engler, A., Untersuchungen über das Wurzelwachstum der Holzarten. Mitt. Schweiz. Zentralanst. Forstl. Vers.-Wes. VII, 1903.

hohe Verdunstung der Nadeln selbst gerade bei der Kiefer, eine der am wenigsten verdunstenden Baumarten, für unwahrscheinlich hält.[1])

Holzner[2]), Baudisch[3]) und andere sehen ausgesprochene Frostwirkungen als Ursache der Schütte an, und ihre Anschauung wird durch die Untersuchungen von Neger und Fuchs bestätigt.[4]) Diese Forscher stellten fest, daß Wassermangel zwar zum Abfallen der Nadeln führt, aber daß dabei im Gegensatz zur Schütte zuerst die älteren Nadeln, die ihre Stomata bei Wassernot nicht mehr völlig schließen können, abfallen. Die Schütte hingegen sei eine Spätfrostwirkung, die die jüngeren Nadeljahrgänge deshalb stärker trifft als die älteren, weil letztere später im Frühjahr ihre Assimilationstätigkeit aufnehmen, arbeitende Nadeln aber empfindlicher gegen Frost sind als ruhende. Neger und Fuchs sprechen daher von „Frostschütte" oder „Frosttrocknis". Die dabei auftretende fuchsrote Färbung ist nach ihren Feststellungen ein postmortaler Vorgang, der sich nur bei genügend hohem Wassergehalt der Nadeln und Sauerstoffzutritt im Sonnenlicht einstellt. Die Rotverfärbung unterbleibt bei Lichtabschluß oder wenn dieser erst nach Austrocknung der Nadeln einwirkt. Bei Fichten können die fuchsroten Nadelverfärbungen den durch schwefelige Säure erzeugten sehr ähnlich sein.

Das Beispiel der Schütte der Nadelhölzer zeigt aufs deutlichste, wie schwierig es sein kann, aus der Vielzahl von möglichen Witterungsursachen die tatsächlich bedingenden herauszufinden.

Lufttrockenheit als Teilursache von Dörrfleckenkrankheit, Spitzendürre, Urbarmachungskrankheit, Verscheinen und Weißährigkeit

Bei Kulturgräsern können Trockenheitswellen verschiedene Schadwirkungen auslösen. Auf bestimmten Bodenarten wird das Auftreten der Dörrfleckenkrankheit beim Hafer begünstigt. Bei den übrigen Getreidearten außer dem Hafer spielt die Dörrfleckenkrankheit keine Rolle. Daß sie aber auch unter abnormen Verhältnissen in ihren, dem Schossen vorausgehenden Entwicklungsstufen unter dörrfleckenartigen Erscheinungen (die dann meist mit der Spitzendürre verbunden sind, was bei der Dörrfleckenkrankheit des Hafers nicht der Fall ist) leiden können, zeigte sich Ende April bis Anfang Mai 1928 in den verschiedensten Teilen Bayerns.[5]) In dieser Zeit sank, besonders während der Mittagsstunden einiger Apriltage, die Luftfeuchtigkeit unter das zu jener Zeit gewöhnlich herrschende Maß, so daß diese dörrfleckenartigen Schäden an Getreide mit abnormer Lufttrockenheit zu einer Zeit erklärt werden mußten, als der Boden noch genug Winterfeuchtigkeit enthielt (vgl. S. 471 und Abb. 89 u. 90, S. 472).

---

[1]) Sorauer, Studien über die Verdunstung. Forsch. auf dem Gebiet der Agrikulturphysik III, H. 4/5, 10; vgl. auch Rebel, Ztschr. f. Forst- u. Jagdwesen LIII, 1921, 321ff.

[2]) Holzner, Gg., Die Beobachtungen über die Schütte der Kiefer und die Winterfärbung immergrüner Gewächse. Freising 1877, mit 145 Literaturang.

[3]) Baudisch, Centralbl. f. d. ges. Forstwesen VII, 1881, 362.

[4]) Neger, F. W., u. Fuchs, J., Untersuchungen über den Nadelfall der Koniferen. Jahrb. f. wiss. Bot. LV, 1916, 608ff.

[5]) Hiltner, E., Der Tau und seine Bedeutung. Arch. f. Landw. Abt. A, 3. Bd., 1930, 1. H., 64.

Auch L. Hiltner beobachtete, daß die Dörrfleckenkrankheit gelegentlich unter der Wirkung besonderer Witterungsverhältnisse bei allen Getreidearten — krankheitserregende Bodenart vorausgesetzt — auftreten kann.[1]) Er stellte eine schnelle, überaus heftige Erkrankung nicht nur bei Hafer sondern auch bei Weizen, Gerste und vereinzelt an Roggen, und zwar je nach Sorte verschieden stark, fest, als ein acht Tage ununterbrochen währendes Regenwetter am 11. Mai in Schönwetter umgeschlagen war; jedoch erholten sich die Pflanzen nach einigen Wochen wieder vollständig. Es sei hier daran erinnert, daß manche Hitze-, Trockenheits- und Insolationsschäden dann besonders stark auftreten, wenn der Umschlag zu heiß-sonnigem Wetter einen starken Kontrast zur vorhergehenden Witterung darstellt (vgl. S. 460). Trockenheit, und zwar sowohl des Bodens wie auch der Luft, begünstigt auf Niederungsmoor eine besondere Art der Spitzendürre des jungen Getreides, namentlich des Hafers. Das Vertrocknen der meist auffallend langen und schmalen Blätter beginnt dabei stets an der Spitze, was bei der Dörrfleckenkrankheit, wo sie unvermischt auftritt, nie der Fall ist. Von reinen Trockenheitserscheinungen unterscheidet sich diese Art der Spitzendürre, die man als Peitschenschnurkrankheit bezeichnen könnte, durch das wellige Einrollen der Blätter.[2]) Derartig erkrankter Hafer kommt nicht oder sehr ungenügend zum Schossen.

Erwähnt sei an dieser Stelle die zuerst von Hudig und seinen Mitarbeitern[3]) beschriebene „Urbarmachungskrankheit" des Hafers, die zwar, wie schon der Name sagt, in erster Linie an bestimmte Bodeneigenschaften gebunden ist, an deren Auslösung aber zweifellos — wie bei der Dörrfleckenkrankheit — auch Witterungseinflüsse teilhaben.[4]) Diese auch als Heidemoorkrankheit oder Weißseuche bezeichnete Erkrankung beginnt im jugendlichen Alter mit einer Weißfärbung und Vertrocknung der Blattspitzen, und zwar zunächst der unteren Blätter. In schweren Fällen unterbleibt das Schossen ganz, doch kommen alle Übergänge bis zu normal ausgebildeten Rispen vor, wobei „Weißährigkeit", besonders im oberen Teil der Rispen, charakteristisch ist. Dabei bleiben die Halme auffallend lange grün, und Zwiewuchs ist häufig. Daß die durch Kupfersulfat bekämpfbare Krankheit durch Trockenheit sehr begünstigt wird, ist durch zahlreiche Beobachtungen belegt[5]). Eine physiologisch ähnliche Erkrankung des Hafers stellt die an das Alpenvorland gebundene „Hafersucht" (vgl. S. 459) dar, wie sich anscheinend überhaupt die verschiedenen physiologischen Erkrankungen des Hafers auf gemeinsame Grundursachen zurückführen lassen, die aber

---

[1]) Hiltner, L., Untersuchungen über die Dörrfleckenkrankheit des Hafers. Prakt. Bl. für Pflanzenbau und Pflanzenschutz 1914, 3./4. H., 32.

[2]) Hiltner, Pflanzenschutz nach Monaten geordnet. 2. Aufl. Stuttgart 1926, 80.

[3]) Hudig, C., Meyer, G., u. Goodyk, J., Über die sogenannte „Urbarmachungs-Krankheit" als dritte Bodenkrankheit. Zeitschr. f. Pflanzenernährung, Düngung u. Bodenkunde Teil A, 8, 1926/27, 15.

[4]) Brandenburg, E., Angewandte Botanik 1931, 456), der bei Futterrüben und Erbsen, die an der Urbarmachungskrankheit erkrankt waren, einen Pilz, *(Pythium spec.)* feststellte, vermutet auch bei der Urbarmachungskrankheit des Hafers pilzparasitäre Komponenten als Ursache.

[5]) Rademacher, B., Erfahrungen über das Auftreten der Urbarmachungskrankheit in Schleswig-Holstein. Nachrichtenbl. d. dtsch. Pflanzenschutzdienstes 11, Nr. 2, 1931, 10.

je nach Art des Bodens, der Bodenreaktion, der Düngung u. dgl. zu verschiedenen Krankheitsbildern führen.

Bei heißem, trockenem Wetter kann man hin und wieder eine auffallende Gelbfärbung am Getreide beobachten, die in der Regel an den Blattspitzen beginnt und dann rasch bis zum Blattgrund fortschreitet und selbst auf Ähre und Halm übergeht. Man nennt diese Erscheinung das „Verscheinen". Oft tritt es nur auf Stellen des Bodens, wie Kiesstellen u. dgl. auf, die trockenheitsbegünstigend wirken. Dabei ist zu berücksichtigen, daß die Pflanzen auf Böden mit großer Hygroskopizität (z. B. Moorboden) bei einsetzender Trockenheit viel schneller unter Wassermangel leiden können als auf Böden mit geringer Hygroskopizität (z. B. Sandböden)[1]).

Ist der Fruchtansatz bereits erfolgt, so entsteht durch das „Verscheinen" kein nennenswerter Schaden mehr. Anders dagegen, wenn das „Verscheinen" zur Zeit des Schossens oder während der Blüte eintritt; dann entwickeln sich die Körner nur mangelhaft oder gar nicht, und es kann eine Art der „Weißährigkeit" entstehen. Es sei aber besonders betont, daß „Weißährigkeit" oder „Weißfedrigkeit" auch Insekten (Kornfraß durch Blasenfüße, Milben u. a.) oder Hagel als Ursache haben kann. O. Schwarz[2]) hat festgestellt, daß die „Weißährigkeit" der Wiesengräser (auf Niederungsmoor — Randowbruch) ebenfalls zum weitaus größten Teil auf Trockenheit in kritischer Entwicklungsperiode zurückgeführt werden kann und sich vor allem bei solchen Wiesengräsern zeigt, deren osmotische Saugkräfte hinter jenen xeromorpher Arten zurückbleiben. Im Mikroklima des Moores sind kontinentale Klimaeigenschaften ausgeprägt, nämlich große tägliche Temperaturschwankungen und davon abhängig solche des Feuchtigkeitsgehaltes der bodennahen Luftschicht. Schwarz schreibt: „Das Steigen des Salzspiegels in der Pflanze, das in seiner pathologischen Auswirkung zu irreversibler Ausfällung der Kolloide und damit zur Aufhebung der osmotischen Leistungsfähigkeit in den trockenen Zellkomplexen führt, wird in der Natur rückgängig gemacht mit der Zufuhr reinen Wassers durch den Tau (S. 400). Wo diese Zufuhr ungenügend wird, unterbleibt — das Auftreten der Weißährigkeit unter einzelnen Bäumen[3]) auf Wiesen oder an Straßenrändern erscheint unter diesem Gesichtspunkt symptomatisch —, wird man mit Weißährigkeit rechnen müssen wie mit Hagelschlag und Frost." Besonders anfällig erwiesen sich nach Schwarz *Alopecurus pratensis, Dactylis glomerata, Poa pratensis, Festuca pratensis, Poa palustris, Festuca rubra, Poa trivialis, Agrostis alba* und *Phalaris arundinacea*, doch spielt auch die Herkunft des Saatguts eine Rolle. Bei einigen Gräsern (*Phalaris* und *Dactylis*) zeigten sich auch am Anfang ihrer Entwicklung Chlorophylldefekte in der Meristemzone der Blätter, die später als gebräunte Flecken erhalten blieben. Diese Tatsache liegt ganz in der Richtung der von

---

[1]) Vgl. Pfeiffer, Th., Der Vegetationsversuch. Berlin 1918; Hiltner, E., Wasserkultur- und Vegetationsversuch in: Handbuch d. Pflanzenernährung u. Düngerlehre, hrsg. von F. Honcamp, Bd. 1, Berlin 1931, 677.

[2]) Schwarz, O., Die physiologische Konstitution von Wiesengräsern und ihre Beziehung zur pathologischen Disposition. Fortschr. d. Landw. 6, 1931, 499.

[3]) Unter den Baumkronen ist die Ausstrahlung und damit Abkühlung und Taubildung verringert. (Verf.).

Merkenschlager und Klinkowski ausgesprochenen Vermutung, nach der Verscheinen und Weißährigkeit ebenso wie die Dörrfleckenkrankheit des Hafers als verschiedene Krankheitsformen einer gleichen physiologischen Störungsgruppe aufzufassen sind und mit der physiologischen Konstitution bestimmter Gräser zusammenhängen[1]). Auf alkalischem Niederungsmoor bei München, wo der Hafer aufs stärkste an der Dörrfleckenkrankheit leiden kann, zeigte sich nach Beobachtungen E. Hiltners diese Krankheit auch an verschiedenen Wiesengräsern.

Abb. 73. An „Darrsucht" erkrankte Gerste. Nach Gg. Gentner.

Manchen Hafersorten, namentlich Fahnenhaferarten, ist ein fester Blattscheidenverschluß eigentümlich. Herrscht nun beim Austreten der Rispen große Trockenheit, so tritt eine Störung des Säfteumlaufs, Hemmung der Rispenentfaltung und Unterernährung ein, die zu teilweiser oder ganzer Taubährigkeit führen kann. Schwachstrohige Sorten von Gelbhafer unterliegen dieser Gefahr weniger.[2])

Als „Verscheinen" wird von Landwirten häufig auch eine Krankheit der Gerste bezeichnet, für die der Volksmund aber den treffenderen Namen „Darrsucht" geprägt hat. Gentner[3]) hat nachgewiesen, daß es sich hier um eine durch *Bacillus cerealium Gentn.* hervorgerufene Krankheit handelt, die allerdings dem Nichtfachmann den Eindruck einer ausgesprochenen Dürrekrankheit macht. Die Gerste wird oft kaum $\frac{1}{2}$ m hoch, verfärbt sich gelb und wird vorzeitig mit schartigen Ähren und wenig Körnern, meist Schmachtkörnern reif. Die Blätter sind mit dunklen Flecken bedeckt, die von den Bakterien und nachfolgenden Pilzen erzeugt werden. In Reinkultur sind die Bakterienmassen, die sich an befallenen

[1]) Merkenschlager, F., u. Klinkowski, Sind Weißährigkeit und Dörrfleckenkrankheit als verschiedene Krankheitsformen der gleichen physiologischen Störungsgruppe aufzufassen? Nachrichtenbl. d. dtsch. Pflanzenschutzdienstes 8, Nr. 11, 1928.

[2]) Vgl. Tempel, W., Schartigkeit, Taubheit und Schmachtkorn an Getreideähren. Die kranke Pflanze IV, 1927, 111.

[3]) Gentner, G., Eine Bakteriose der Gerste. Centralbl. f. Bakteriol II. Abt., 50. Bd. 1920, 428.

und zwischen feuchtes Filtrierpapier gelegten Körnern entwickeln, rosarot. Da die Krankheit nur in trockenen Sommern, und da wieder besonders an den Rändern der Äcker und an sonstigen Stellen und in Lagen, z. B. auf dem Jura, wo sich Trockenzeiten besonders stark auszuwirken pflegen, stärker schädigend auftritt und zu ausgesprochenen Mißernten führen kann, ist der Zusammenhang zwischen Witterungsgang und Erkrankungsbedingungen offenkundig. Auch deshalb, weil die Darrsucht gelegentlich mit Fußkrankheit, häufig aber mit der Streifenkrankheit verwechselt wird, obwohl sich deren Krankheitsbilder von ihr charakteristisch unterscheiden, sollte der Erscheinung mehr Beachtung geschenkt werden als bisher.

Notreife

Treffen starke Trockenheitsperioden spätere Entwicklungsstufen, und zwar die Ausreifungszeit, so kann dies Notreife der Körner, die scharf von Unreife zu unterscheiden ist, zur Folge haben. Die Wasserzufuhr zu den sich entwickelnden Früchten reißt ab, und die Entwicklung wird vorzeitig unterbrochen. Schaffnit[1]) stellte fest, daß die Schale notreifer Getreidekörner unverarbeitete Stoffe enthält, welche die Zellen der Schale in Form eines dichten Plasmas anfüllen. Nach L. Hiltner und G. Gentner[2]) weist die Schale notreifen Roggens oder Weizens infolge der Schrumpfung häufig Risse auf; besonders oft ist sie über dem Keim abgesprengt oder zerrissen. Letzterer ist oft selbst wieder durch Schrumpfungen und Verletzungen geschädigt. Notreifes Getreide ist zwar meist gut keimfähig, aber von schlechter Triebkraft. Die entstehenden Keime sind abnorm, oft korkzieherartig gewunden (ähnlich wie bei *Fusarium*-Befall), die Wurzeln schwach und krankhaft eingerollt. Die Folgen der Schwächung machen sich in schlechtem Auflaufen und unbefriedigendem Stand, wie bei Winterroggen und Winterweizen häufig im Herbst 1911, geltend. Da durch die Schalenrisse das Eindringen von Beizlösungen zu den Keimen sehr gefördert wird, ist notreifes Getreide meist beizempfindlich, vor allem gegen Beizmittel, die größere Mengen Kupfer oder Formaldehyd enthalten.

Beachtenswert erscheinen die Beobachtungen L. Hiltners, nach denen die „Fußkrankheit des Getreides" besonders dann häufig auftritt, wenn das Saatgut im Vorjahr unter großer Trockenheit reifen mußte und Notreifeerscheinungen häufig waren. Im Jahre 1894 hatte L. Hiltner die Krankheit zum ersten Male in Deutschland beobachtet und ihr den deutschen Namen „Fußkrankheit" gegeben[3]). Vorausgegangen war das berüchtigte Trockenjahr 1893. In der Folge bestätigte sich dieser Zusammenhang wiederholt, womit keineswegs andere krankheitsbegünstigende Ursachen geleugnet werden sollen, und es ließ sich nachweisen, daß sich in notreifen Getreidekörnern die pilzlichen Erreger (*Ophiobolus* und andere) der Fußkrankheiten finden und mit dem Saatgut übertragen werden, während sich solches Saatgut meist als nicht oder nur ganz unbedeutend von

[1]) Schaffnit, Zur Beschaffenheit des während der Vegetationsperiode 1910/11 gewonnenen Saatgutes. Ill. Landw. Ztg. Nr. 99, 1911.

[2]) Hiltner, L., u. Gentner, G., Warum sind Winterroggen und Winterweizen im Herbste 1911 vielfach schlecht aufgelaufen? Ill. Landw. Ztg. 1912, Nr. 5, 29.

[3]) Hiltner, L., Die Fußkrankheit des Getreides. Sächs. landw. Ztg. 1894, Nr. 33.

Fusarium befallen erweist.[1]) Starker Fusariumbefall findet sich umgekehrt nach feuchtkühlen Sommern mit verzögerter Ausreifungsdauer (vgl. S. 404).

Notreifeerscheinungen zeigen sich gelegentlich als Folgen abnormer Trockenheit bei den verschiedensten Pflanzen. L. Hiltner vermutete auch Zusammenhänge zwischen verstärktem Auftreten der Blattrollkrankheit mit vorjähriger Notreife (nicht Unreife!) der Kartoffelknollen.[2])

Die Mehrwüchsigkeit der Kartoffeln (Kindelbildung, Zwiewuchs, Durchwachsen und dergleichen)

Die Art, wie sich sommerliche Trockenzeiten an den oberirdischen Teilen der Kartoffelpflanzen auszuwirken beginnen, kann außerordentlich verschieden sein. Je nach Sorte, Herkunft, Grad des Abbaus, Düngung u. dgl. können die Blätter Welkungserscheinungen zeigen oder aber auch in der sogenannten Steiltracht mit mehr oder weniger starken Rollerscheinungen erstarren. Schließlich beginnt das „Kartoffelkraut" vorzeitig abzusterben, doch unterscheiden sich in dieser Richtung die einzelnen Sorten wesentlich. So zeigten sich auf dem Versuchsgut Nederling bei München am 17. Juli 1928, das war am 21. Tage einer am 27. Juni begonnenen Trockenzeit, manche unter 26 in Versuch befindlichen Sorten, wie *Gratiola*, durch die Dürre schon schwer geschädigt, andere nur wenig und manche, wie z. B. Industrie und Wohltmann, fast überhaupt nicht. Folgt nun einer derartigen Trockenzeit wieder feuchtes Wetter, so beginnen sich die Pflanzen, soweit sie nicht ganz abgestorben sind, wieder zu erholen und die Wachstumsvorgänge wieder einzusetzen. Nach dem trockenen Sommer 1904 wurde der Bayer. Landesanstalt für Pflanzenbau und Pflanzenschutz aus Unterfranken berichtet, daß die Kartoffeln nach Eintritt feuchter Witterung im September noch einmal geblüht haben.

Da aber nach längerer Trockenheit die Kartoffelknollen ihr Wachstum eingestellt haben und mehr oder weniger notreif geworden sind, vermögen sie sich nicht mehr in der normalen Weise zu vergrößern, sondern das Weiterwachstum erfolgt unter den verschiedensten Neubildungen: Die sogenannte Mehrwüchsigkeit der Kartoffel setzt ein. Dabei scheint zwischen der äußerlich sichtbaren Empfindlichkeit der oberirdischen Pflanzenteile gegen Trockenheit und der Neigung zu „Mehrwüchsigkeit" kein unbedingter Zusammenhang zu bestehen, denn nach den auf dem Versuchsgut Nederling im Jahre 1928 gemachten und größtenteils noch unveröffentlichten Beobachtungen, die mir Herr Regierungsrat J. Weigert[3]) ebenso wie die folgenden Abbildungen liebenswürdigerweise zur Verfügung gestellt hat, zeigte sich die Mehrwüchsigkeit, wenigstens zum Teil, auch bei Sorten, und zwar in einigen Fällen sogar besonders stark, deren Kraut kaum oder verhältnismäßig spät unter der Trockenheit gelitten hatte.

---

[1]) Hiltner, L., Eine Voraussage! Im heurigen Jahr wird die sog. Fußkrankheit des Getreides in stärkerem Maße auftreten. Prakt. Bl. f. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz 1912, 4. H., 37.

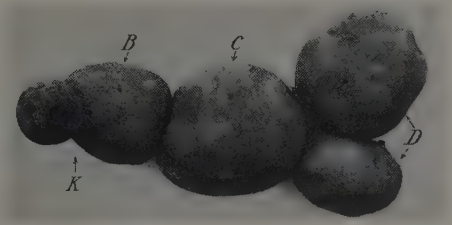
[2]) Hiltner, L., Über den Einfluß der Ernährung und der Witterung auf das Auftreten pilzlicher und tierischer Pflanzenschädlinge. D. L. G. Jahrbuch 1912, 161 f.

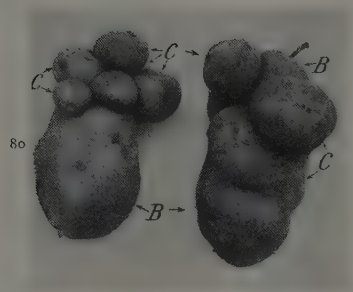
[3]) Vgl. auch Weigert, J., Beobachtungen bei der diesjährigen Kartoffelernte. Prakt. Bl. f. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz, Okt. 1928, 176.

Abb. 74—77. Die „Mehrwüchsigkeit" der Kartoffel: I. Neubildungen an B-Knollen. Nach J. Weigert.
W = Wasserenden; *Z* = Zwillingskartoffeln, Zwiewuchs; *K* = Kindelbildung.

Was nun die Erscheinungen der Mehrwüchsigkeit anlangt, lassen sich diese in zwei große Gruppen scheiden, nämlich in solche, bei denen die B-Knollen (B-Knollen im Gegensatz zur A-Knolle = Mutterknolle) selbst unter Neubildungen weiter wachsen, und in jene, bei denen sich neue = C-Knollen, oft auch noch D-Knollen aus den C-Knollen bilden. Im ersteren Falle sind anscheinend die mit den Reifungsvorgängen verbundenen Enzymverschiebungen noch nicht so weit fortgeschritten wie im zweiten, und bestimmte Teile am Gipfel- oder Kronenende der Knollen oder im Umkreis der Augen haben ihre Wachstumsfähigkeit noch bewahrt. Ist der Bereich dieser jugendlichen Wachstumsfähigkeit der Gewebe am Gipfelende noch verhältnismäßig groß, so beginnt sich die Knolle am Kronenende zu vergrößern, wodurch sich die sogenannten kegelförmigen „Wasserenden" bilden, deren Füllung mit Stärke meist recht mangelhaft ist. So entstehen auch der „Zwiewuchs" oder die „Zwillingskartoffeln", bei denen das Gipfelende der Knolle mit einer schmäleren Basis weiterwächst, wodurch das Bild einer in ihrer Mitte eingeschnürten oder zweier scheinbar zusammengewachsenen Knollen entsteht. Besonders bei diesen Zwillingskartoffeln tritt leicht Fäulnis des jüngeren Knollenteiles auf, während dies nach O. Appel[1]) bei Kindelbildung selten der Fall ist. Als „Kindelbildung" bezeichnet man es, wenn die Knollen im noch wachstumsfähigen, die Augen umgebenden Gewebebereich weiterwachsen und so aus der B-Knolle scheinbar neue Knollen mit mehr oder minder breiter Basis, zumeist am Kronenende, hervorsprossen.

[1]) Appel, O., Taschenatlas der Kartoffelkrankheiten. I. Teil. Berlin 1925, T. 22.





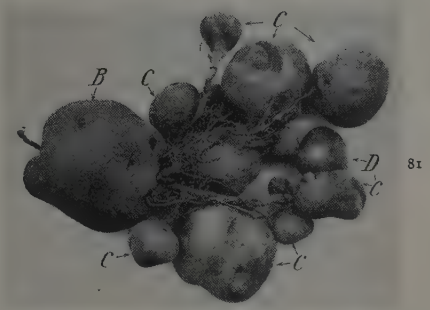


Abb. 78—81. Die „Mehrwüchsigkeit" der Kartoffel: II. Durchwachs. Nach J. Weigert.

A = Saat- oder Mutterknolle: *B* = B-Knolle (Tochterknolle); *C* = C-Knolle (Enkelknolle); *D* = D-Knolle. Unten links Durchwachs mit kurzen Stolonen. Unten rechts Durchwachs mit langen Stolonen. An der B-Knolle befinden sich an verschiedenen langen Stolonen 13 C-Knollen, ein Trieb zeigt Kettenbildung mit 4 seitlichen und 1 Endknolle, die wieder zu einer D-Knolle durchgewachsen ist.

Zur zweiten Gruppe der Mehrwüchsigkeit gehören jene Bildungen, bei denen die Notreife der B-Knollen so weit vorgeschritten ist, daß sich diese nicht mehr selbst vergrößern können. In diesem Falle beginnen die Augen auszutreiben, und es kommt zu den sogenannten „Durchwachs"-Erscheinungen. An ganz kurzen oder auch längeren Stolonen bilden sich neue C-Knollen, die entweder unmittelbar an der B-Knolle aufsitzen oder aber durch längere Tragfäden, die oft seitlich oder endständig mehrere Knollen (= „Kettenbildung") tragen, von der B-Knolle getrennt sind. Liegen die B-Knollen dicht an der Bodenoberfläche, so können die Triebe aus der Erde hervorsprossen und sich belauben; auch können auf Grund des sekundären Wachstumsreizes an unterirdischen Sprossen der A-Knolle bis dahin nicht entwickelte Augen austreiben und sich so neue Knollen gleichzeitig mit den C-Knollen entwickeln, die aber hier keinen Durchwachs darstellen. Je länger die Trockenheit andauert und je mehr die Notreife der B-Knollen abgeschlossen ist, desto mehr wird im allgemeinen der „Durchwachs" über die „Kindelbildung" u. dgl. überwiegen. Die Tatsache aber, daß sämtliche Abbildungen derselben Ernte des Jahres 1928 entstammen, zeigt, daß alle Erscheinungen der Mehrwüchsigkeit, wenn auch bei den einzelnen Sorten in verschiedenem Verhältnis, gleichzeitig vorkommen können. Erwähnung mag auch der Umstand finden, daß gerade nach sommerlichen Dürreperioden häufig die Kartoffeln im Herbste ihr nach Wiederkehr von feuchtem Wetter neugebildetes Laub besonders lange grün erhalten.

Die Ernte der Sorte Industrie auf einer Versuchsfläche auf dem Versuchsgute Nederling ergab im Herbste 1928 66 % B-Knollen, 23,8 % C- und D-Knollen und 10,2 % Kindelbildungen, Zwiewuchs und Wasserenden. Beim Kochen neigten die älteren Kartoffeln mehr zum Platzen, während sich die jüngeren vorwiegend speckig kochten. Im Durchschnitt wiesen die B-Knollen einen Stärkegehalt von 8,1 %, die C-Knollen einen solchen von 14,7 % auf. Anscheinend sind hier die C-Knollen zum Teil auf Kosten der B-Knollen ernährt worden. Nach zahlreichen Literaturangaben liegen aber meistens die Verhältnisse umgekehrt, und zwar insofern, als die jüngeren und später gebildeten Knollen und Knollenteile stärkeärmer sind als die B-Knollen[1]), woraus geschlossen wurde, daß ihre Ernährung nicht von den älteren Knollen, sondern durch die neubelebte Assimilation bestritten wird. Wahrscheinlich lassen sich diese verschiedenen Befunde dadurch erklären, daß in einem Fall die Blätter schwer geschädigt und vielleicht größtenteils abgestorben waren, im andern aber sich wieder erholt hatten oder neu gebildet worden waren. Bei der Ernte macht sich nicht nur der große Ausfall an Gewicht und der große Anteil an kleinen Knollen, sondern auch der Umstand unangenehm bemerkbar, daß die jüngeren Knollen oft sehr fest an der meist noch grünen Staude hängen und sich schwer von ihr trennen lassen.

Weitere Literatur: Appel, O., Was lehrt uns das Jahr 1921 für den Kartoffelbau? Die Kartoffel II, 1922, 45; Brouwer, Die kritischen Zeiten und das ökologische Optimum der Witterungsfaktoren, ein Mittel zum Bestimmen der Ernteerträge. Pflanzenbau 3, 1926/27, Nr. 21; Bruns, Über das Durchwachsen der Kartoffel. Der Kartoffelbau **XI**, 1927, 43; Körner, Der Einfluß der Witterungsverhältnisse usw. Die Kartoffel I, 1921, 135; Molz, Über die Wirkung lang anhaltender Trockenheit auf manche Kartoffelsorten. Dtsch. Landw. Presse **44**, 1907, 494; Schlumberger, Kindel- oder Knöllchenbildung an Pflanzkartoffeln? Die Kartoffel IV, 1926, 4; Störmer, Einfluß der natürlichen Niederschläge auf die Höhe der Kartoffelernte. Die Kartoffel I, 1921, 110; Wollenweber, Nichtparasitäre Mißwachsformen der Kartoffel. Die Kartoffel II, 1922, 26; Zimmermann, Über den Einfluß der diesjährigen Witterung auf die Ausbildung der Kartoffelknollen. Dtsch. Landw. Presse **38**, 1911, 964; ders., Veränderungen der Kartoffelknollen als Folge der diesjährigen Witterung. Meckl. Landw. Wochenbl. 1921, 968; ders., Die durch die Dürre verursachten fehlerhaften Knollenbildungen und ihre Folgen. Die Kartoffel I, 1921, 168 u. 1921, 200.

Trockenheitsschäden an Gemüsearten

(Platzen des Kohls, Trockenrisse an Wurzelgemüse und dergleichen)

Wenn günstige Wachstumsbedingungen nach vorübergehendem Wachstumsstillstand eintreten, zeigt sich häufig das Aufspringen oder Platzen des Kohls. Boshart[2]) schreibt: „Sonniges Wetter, große Wärme und dadurch bedingte Trockenheit von Luft und Boden wechseln in München im Laufe des Sommers ohne Übergang in oft schroffer Weise ab mit niederschlagsreichen und kühlen Perioden. Steht nun das Wachstum des Kohls zur Zeit der beginnenden Kopfbildung infolge Trockenheit still, so werden die äußeren Blätter des Kopfes ziemlich schnell fest und hart. Bei einsetzendem Regenwetter, das die Entwick-

[1]) Ritzema, Bos., Pflanzenkrankheiten in den Niederlanden 1892/93. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten 4, 1894; Gaßner, Wochenbl. d. landw. Ver. in Bayern, Nr. 47, 1928.

[2]) Boshart, Die Düngung von Gemüse mit verschiedenen Stickstoffdüngern. Prakt. Bl. f. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz, 1933.

lung wieder stark anregt, treibt der Kopf innen weiter, aber die äußeren Blätter vermögen seiner Größenzunahme oft nicht mehr zu folgen, werden von innen gesprengt, reißen auf oder platzen . . . Wo regelmäßig gegossen oder beregnet wird, wie in alten Gärtnereien, oder wo die Bodenverhältnisse ein schnelles Austrocknen verhindern oder in Gegenden mit ausgeglichenem Klima, wie in Küstenländern, findet der Kohl gleichmäßige, ihm zusagende Wachstumsbedingungen, und Verluste durch Platzen sind selten."[1]) Nach ausgesprochenen Trockenperioden (1928) kann bei wiedereinsetzender feuchter Witterung in der Gegend von München bis zu einem Drittel der Köpfe aufspringen, doch ist die Neigung zum Platzen je nach der Düngung verschieden. Während Natronsalpeter und auch Harnstoff das Platzen begünstigte, war bei den Versuchen von Boshart der Prozentsatz gesprungener Köpfe bei Düngung mit ammoniakhaltigen Stickstoffdüngern oder mit Kalkstickstoff geringer, am geringsten aber bei der Düngung mit Leunasalpeter.

Beim Wurzelgemüse kann der Witterungsumschlag von trockenem zu feuchtem Wetter zum Auftreten von Trockenrissen führen (vgl. S. 455). Nach Boshart[2]) sollen rote Rüben wie alle Wurzelgemüse nach einer alten Gärtnerregel nicht mit Stallmist gedüngt werden. Auf humusarmen Böden könne sich aber auch das Umgekehrte als zweckmäßig erweisen: „Liegt der Garten auf wasserdurchlässigem Grund, wie das bei unserem Versuchsgarten entsprechend den Münchener Bodenverhältnissen der Fall ist, so trocknet der Boden sehr leicht aus, und die Rüben bleiben dann im Wachstum stehen. Mit Einsetzen einer größeren Feuchtigkeit zur Zeit der Sommergewitter oder etwa der kühleren Nächte des Spätsommers beginnen auch die Rüben wiederum neu zu wachsen. Der enge Mantel der Rübe aus der Zeit der Trockenheit ist dann aber schon zu hart geworden und kann nicht mehr mitwachsen, sondern zerreißt. Daß derartige Risse an den Rüben dann auch Eingangsstellen für schmarotzende Pilze oder Bakterien darstellen, ist klar." Durch gute Stallmistdüngung und die dadurch bedingte Humusanreicherung und verbesserte Wasserführung des Bodens konnte das Aufspringen vermieden werden. Auf ähnliche Ursachen wie bei den Trockenrissen ist das Aufreißen der Kohlrabi zurückzuführen.

Bei gelben Rüben stellte Boshart fest, daß diese während Trockenperioden gegen höhere Düngergaben empfindlich werden, was sich vor allem in einer starken Senkung des Ertrages an größeren Wurzeln, also an brauchbarer Verkaufsware auswirkt.

Nur nebenbei sei hier die Beobachtung angeschlossen, daß die Anfälligkeit des Selleries gegen die durch *Septoria apis* hervorgerufene Blattfleckenkrankheit nicht nur durch Spätfröste und niedere Temperaturen während der Anfangszeit seiner Entwicklung sondern in der Folge auch durch sommerliche Trockenheitsperioden sehr begünstigt wird.

Auch der Pfefferminzrost *(Puccinia menthae)* scheint sowohl bei Trockenheit des Bodens und der Luft als auch bei großen Temperaturschwankungen besonders

[1]) Vgl. auch Bier, A., Vom Platzen und Durchschießen des Kopfkohles. Erfurter Führer im Obst- u. Gartenbau **XXI**, 1920, 185.

[2]) Boshart, K., Richtige Ernährung und Düngung als Grundlage gesunden Pflanzenwachstums im Gemüsebau. Prakt. Bl. f. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz. Jan./Febr. 1930, 269.

stark auftreten zu können. Es ist auf jeden Fall beachtenswert[1]), daß in Frankreich mit seinem sehr ausgeglichenen ozeanischen Klima der Pfefferminzrost zwar überall auftritt, aber als fast völlig ungefährlich gilt, während er in Nord- und Mitteldeutschland, besonders aber im kontinentalen Südrußland und in den mittleren Staaten Nordamerikas die Kulturen geradezu vernichten kann.

Glasigkeit und Hartschaligkeit des Saatgutes als Ausdruck kontinentaler Klimaeinflüsse oder trockener Ausreifezeit

Die Glasigkeit der Getreidekörner

Eine Erscheinung, die mit der Kontinentalität des Klimas zunimmt, ist die Glasigkeit der Getreidekörner. Das Endosperm glasiger Getreidekörner ist hart, fast durchscheinend und im Querschnitt grau oder rötlich gefärbt, während es bei gewöhnlichen mehligen Körnern weich, weiß, porös und leicht zerreiblich ist. Nach Haberlandt[2]) erzeugt ein kontinentales Klima glasige — kühle und luftfeuchte Sommer hingegen mehlige, spezifisch leichtere und stickstoffarme Getreidekörner. Grönlund[3]) untersuchte mehlige und glasige Gersten und fand, daß in den stärkehaltigen Zellen des Samenkornes die Zwischenräume zwischen den einzelnen Stärkekörnern beim mehligen Korn mit Zellsaft, beim glasigen mit Protoplasma erfüllt sind; nach seinen Untersuchungen keimen glasige Körner leichter und geben kräftigere Pflanzen. Glasige Körner können mit allen Übergängen neben mehligen in denselben Ähren vorkommen. Nach Pott[4]) sind glasige Weizensorten aschenreicher als mehlige. Ein schneller Verlauf der Reife, wie er für das Kontinentalgebiet typisch ist, befördert die Glasigkeit. Nach Versuchen der Deutschen Landwirtschafts-Gesellschaft[5]) hängt die Glasigkeit mehr von den Wachstumsbedingungen als von der Sorte ab. Doch neigen Sorten mit kürzerer Vegetationsdauer mehr zur Glasigkeit als solche mit längerer, wobei die Ertragsfähigkeit im umgekehrten Verhältnis zur Glasigkeit steht. Chiritesku-Arva[6]) stellte fest, daß die verschiedenen Sorten bezüglich ihrer Glasigkeit von dem Grad der Bodenfeuchtigkeit verschieden beeinflußt werden. Die Glasigkeit von Durumweizen nahm gleichlaufend bis zu einem Gehalt von 45 % Bodenfeuchtigkeit in geringem Maße zu, während Vulgareweizen stärker beeinflußt wurde, und zwar im umgekehrten Sinne: Die Zahl seiner glasigen Körner nahm mit zunehmender Feuchtigkeit des Bodens ab.

Unter sämtlichen Getreidearten gibt es Sorten, die gegenüber dem Grundcharakter mehr zur hygrophilen oder mehr zur xerophilen Seite neigen und sich

[1]) Boshart, K., Über die Bedeutung einiger Maßnahmen rationellen Pflanzenbaues in der Arzneipflanzenkultur. Verbandsbl. d. Reichsverb. Dtsch. Arzneipflanzenanbauer II, 6, 4. Jan. 1933.

[2]) Haberlandt, Österr. landw. Wochenbl. 1875, 352.

[3]) Grönlund, Jahresbericht f. Agrikulturchemie **XXIII**, 1880, 214.

[4]) Pott, Jahresbericht f. Agr. 1870, II, 5.

[5]) Mitt. d. Saatzuchtst. über wichtige Sortenversuche, Saatliste vom 6. Dez. 1904, Dtsch. Landw. Ges.

[6]) Chiritesku, Der Einfluß des Feuchtigkeitsgehaltes des Bodens auf die Glasigkeit und das Gewicht des Weizenkorns. Agric. Col. Bukarest. Scient. Agric. 9, 173—180.

dementsprechend in ihrer ökologischen Streubreite mehr oder weniger unterscheiden. So klingen die mehr hygrophilen Eigenschaften der im Insularklima Englands gezüchteten Squareheadweizen auch in den späteren Kreuzungen nach. Berkner hat eine hierauf bezügliche Übersicht für die Getreidearten nach Sortenverschiedenheit zusammengestellt.[1]) Für die Kartoffelsorten gaben Opitz[2]) und Berkner und Schlimm[3]) entsprechende Übersichten, letztere unter Beifügung phänologischen Beobachtungsmaterials.

Die Hartschaligkeit des Saatguts

Eine andere Eigentümlichkeit des Saatguts, die auf Trockenheit während der Reifezeit zurückzuführen ist, stellt die Hartschaligkeit dar, die besonders bei Leguminosen eine Rolle spielt.

Die Hartschaligkeit beruht auf einer Verstärkung der Palisadenschicht des Samenkorns, welche mit ihrer Kutikula die äußerste Lage der Samenschale bildet. Diese säulenförmigen, äußerst dicht aneinandergefügten Palisaden zeigen im Querschnitt stark lichtbrechende Querlinien (Lichtlinien) von besonders dicht gebauter Substanz. Der Zellinhalt enthält jene Stoffe, welche die Färbung der Samenschale veranlassen und denen als Schutzstoffe gegen parasitäre Angriffe eine hervorragende Bedeutung zugeschrieben wird. An die von Nobbe als „Hartschicht" angesprochene Palisadenschicht schließt sich nach innen eine Lage von sogenannten Sanduhrzellen, worauf dünnwandige Zellagen mit großen Interzellularen folgen, die bei der Quellung des Samens besonders beteiligt sind.

Bei wildwachsenden Leguminosen ist der Prozentsatz hartschaliger Samen alljährlich sehr hoch, bei den kultivierten hingegen wechselt er von Jahr zu Jahr. Für gewöhnlich sind z. B. 5—10% der Rotkleesamen hartschalig, selten bis zu 20%. Im Jahre 1895 kamen vielfach Rotkleesamen auf den Markt, die bis zu 60% hartschalig waren.[4]) Nach dem heißen Sommer 1911 erwiesen sich die mitteleuropäischen, namentlich die bayerischen Kleesaaten bis zu 40% hartschalig.[5]) Im allgemeinen nimmt der Grad und Anteil hartschaliger Leguminosensamen von Westen nach Osten zu. L. Hiltner konnte durch Aufbewahren von Leguminosensaatgut über konzentrierter Schwefelsäure Hartschaligkeit künstlich erzeugen.

In der Praxis zeigen sich mancherlei widersprechende Erfahrungen. Bei trockener Lagerung beobachtete man, daß die Samen von Lupinen, Wicken, Inkarnat- und Wundklee mit der Zeit hartschaliger wurden, während die feineren Kleesämereien eher das Gegenteil zeigten. Der Widerspruch löst sich aber durch die Beobachtungen von L. Hiltner an künstlich getrockneten Samen. Derselbe

---

[1]) Berkner, Fr. M., Handbuch der Landwirtschaft Bd. III. Parey 1930.

[2]) Opitz, Handb. d. Landw. Bd. III, 1930.

[3]) Berkner, F., u. Schlimm, W., Wiss. Arch. f. Landw. A. 7. Bd. 4. H., 1931, 569.

[4]) Hiltner, L., u. Kinzel, Über die Ursachen und die Beseitigung der Keimungshemmungen bei verschiedenen praktisch wichtigeren Samenarten. Naturw. Zeitschr. f. Land- u. Forstwirtsch. 1906, 36 u. 193.

[5]) Hiltner, L., Über die Hartschaligkeit der diesjährigen Kleesaaten. Prakt. Bl. f. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz 1911, 11. H., 150.

Einfluß, der bei dickwandigen Samen eine erhöhte Festigkeit der Schale hervorruft, bewirkt dies zwar auch bei den dünnwandigen; aber bei diesen treten beim Trocknen Spaltungen in der Schale auf, welche die Unquellbarkeit vermindern. Übrigens soll auch die Kälte, wie Rodewald meldet, eine Verminderung der Hartschaligkeit bei Leguminosensamen herbeiführen.

Daß die Hartschaligkeit, welche die schnelle Quellung des Samenkorns verhindert, wirklich einen Schutz gegen Mikroorganismen bildet, beweist ein Versuch von L. Hiltner[1]). Lupinensamen, die nicht absolut hartschalig sondern nur schwer quellbar waren, wurden in Wasser zum Aufquellen gebracht. Die an jedem Tage aufgequollenen Samen wurden gesondert in den Keimapparat gelegt, und es ließ sich feststellen, daß die zuerst aufgequollenen, also gar nicht hartschaligen Lupinenkörner fast sämtlich verfaulten, während der Prozentsatz der zur Keimung gelangenden Samen um so höher wurde, je später die Aufquellung erfolgte, je höher also der Grad der Hartschaligkeit war.

Aus Versuchen mit achtjährigem Kleesamen, der durch das Alter teilweise schon nachgedunkelt, ja selbst bisweilen braun und geschrumpft erschien und der nun nach seiner Färbung sortiert zur Aussaat gelangte, ging hervor, daß die Körner, die noch das Aussehen völlig frischer Saat zeigten, die höchsten Keimprozente aufwiesen. Von den bereits verfärbten Samen waren die braungewordenen die schlechtesten und zeigten mehr als 90% faulige Körner. Bei den nur leicht nachgedunkelten Samen ergab sich, daß die hellen Körner einen bedeutend größeren Ausfall durch Fäulnis aufwiesen als die violetten Samen, was vermuten läßt, daß der violette Farbstoff der Samenschale eine Schutzwirkung gegen bakterielle Angriffe ausübt.

Die Tatsache, daß stark hartschalige Samen jahrelang im Boden liegen können, ohne zu keimen, und selbst minder quellungsfähige so spät zur Keimung gelangen, daß sie zwei- und mehrwüchsigen Bestand veranlassen, kann es notwendig machen, daß die Hartschaligkeit künstlich beseitigt werden muß. Es sind nun im Laufe der Jahre vielfache Mittel empfohlen worden. So sollte man beispielsweise die Samen mechanisch bearbeiten, etwa mit scharfem Sande verreiben oder in eine 1—2%ige Lösung von kohlensaurem Natron legen, um die Kieselsäure in der Schale in Lösung zu bringen. Von anderer Seite wurde der Vorschlag gemacht, die hartschaligen Samen einfach abzusieben, weil sie etwas kleiner als die quellbaren befunden worden sind. Auch die Heißwasserbehandlung ist mit und ohne Erfolg zur Anwendung gebracht worden. Eintauchen in kochendes Wasser für eine Minute hat schon geschadet, dagegen sich bei der Dauer von fünf Sekunden bewährt. Eine richtige Einhaltung so kurzer Zeitperioden aber darf man den Arbeitern nicht zutrauen. Kaliumpermanganat, verdünnte Schwefelsäure, Kupferoxydammoniak haben sich ebensowenig wie Sodalösung bewährt; dagegen fand L. Hiltner in der konzentrierten Schwefelsäure ein wirksames Mittel. Dieselbe hat sich selbst bei längerer Einwirkung nur für solche Samen als schädlich erwiesen, die Verletzungen der Schale beim Drusch erlitten hatten. Im allgemeinen wird $\frac{1}{2}$—1 Stunde Beizdauer hinreichend sein, wenn die Samen

[1]) Hiltner, L., Die Keimungsverhältnisse der Leguminosensamen und ihre Beeinflussung durch Organismenwirkung. Arb. d. Biol. Abt. f. Land- u. Forstwirtsch. am Kaiserl. Gesundheitsamte III, 1 H., Berlin 1902.

durch ein Rührwerk auch tatsächlich alle benetzt werden. Nach vollendeter Beizung entferne man zunächst die Säure durch Nachspülen mit Wasser und setze dann möglichst bald etwas Kalkmilch zu, die 5—20 Minuten lang einwirken muß. Die mikroskopische Untersuchung derartig gebeizter Samen ergab, daß (bei *Albizzia lophantha*) die Schwefelsäure nicht nur die Kutikula sondern auch den größten Teil der Palisadenzellen weggenommen, aber vor der Lichtlinie haltgemacht hatte. Jedoch erst, wenn diese Lichtschicht selbst an einigen Stellen von der Säure durchbrochen war, wurden die Samen in Wasser quellfähig.[1]) Es ist deshalb diese in der Samenschale sämtlicher Leguminosen vorhandene Zellschicht, die nach Mattirolo[2]) aus einer besonders dichten Zellulose besteht, welche den Samen vor schneller Wasseraufnahme und -abgabe schützt. Loesener[3]) hat bei *Ilex*-Samen ähnliche Verfahren mit Erfolg angewandt.

An die angeborene Hartschaligkeit schließt sich das Verhärten der Samenhaut während der Keimung. Bei solchen Sämereien, welche im Keimprozeß die Kotyledonen über die Erde emporheben, streifen diese allmählich die kappenförmig aufsitzende Samenschale ab, wenn dieselbe die aufgenommene Feuchtigkeit lange genug behält und dehnbar bleibt. Tritt dagegen plötzlich eine heiße, regenlose Periode ein, trocknet die Kappe auf den Kotyledonen zusammen und verhindert deren Entfaltung sowie das Hervorbrechen des jungen Stengelchens. Dasselbe zwängt sich, falls es nicht erstickt, schließlich unter Verkrümmung seitlich hervor. Häufig sind solche Erscheinungen bei keimenden Bohnen, auch bei Kürbissen, Melonen, Steinobstsaaten usw. Am störendsten erwies sich das Sitzenbleiben der abgetrockneten Steinfruchtschalen bei Sämlingen von Pflaumen, Pfirsichen und anderen Amygdaleen.

Die Dürre

Dürre ist ein Sammelbegriff. So verschieden im einzelnen die auslösenden meteorologischen bzw. klimatischen Einflüsse und die Auswirkungen an den Pflanzen sein können, so wird doch schon durch die Bezeichnung „Dürre" das Gemeinsame der Ursache umrissen, nämlich das Dürrwerden, das Vertrocknen und damit der Wassermangel der Pflanzen. Aber nicht in allen Fällen, in denen Pflanzen infolge Wassermangels erkranken oder eingehen, wird man von Dürre sprechen können. Wenn etwa im zeitigen Frühjahr durch starke Sonnenbestrahlung oder warme Luftströmungen die Lebenstätigkeit und damit die Transpiration der Blätter überwinternder Pflanzen plötzlich stark angeregt wird, die Wurzeln dieser Pflanzen aber aus dem noch hart gefrorenen Boden kein Wasser zu entnehmen und nachzuschaffen vermögen, dann können die Pflanzen infolge Wassermangels schwere Schädigungen erleiden oder zugrunde gehen (vgl. S. 464). Diese Ursache spielt neben anderen beim Auswintern des Getreides eine manchmal

[1]) Hiltner, L., u. Kinzel, Über die Ursachen und die Beseitigung der Keimungshemmungen bei verschiedenen praktisch wichtigeren Samenarten. Naturw. Zeitschr. f. Land- und Forstwirtsch. 1906, 36 u. 194.

[2]) Mattirolo, La linea lucida nelle cellule malpighiane degli integumenti seminale. Torino 1885; vgl. bei Hiltner und Kinzel.

[3]) Zit. aus 5. Aufl. dieses Handbuchs.

zu wenig beachtete Rolle, wie überhaupt manches scheinbare Erfrieren, z. B. von Spalierpflanzen an Südwänden, eigentlich ein Verdursten darstellt (vgl. S. 382). Von Dürre im allgemeinen pflegt man aber in diesen Fällen meist ebensowenig zu sprechen wie dann, wenn Pflanzen infolge kurz andauernder Sturmwirkungen teilweise Vertrocknungserscheinungen zeigen. Wohl lassen sich solche Windschäden als „Winddürre" (S. 471) bezeichnen, aber nicht als Dürre schlechthin. Unter letzterer versteht man im allgemeinen eine niederschlagsarme oder regenlose Zeit, die so lange andauert, daß die Pflanzen beginnen, unter Wassermangel sichtbar zu leiden. Da aber nicht die Trockenheit an sich sondern der Umstand entscheidend ist, ob die Pflanze ihrer ganzen Konstitution nach unter den gegebenen Bedingungen ihren Wasserhaushalt, ihre Wasserbilanz, aufrechterhalten kann, so werden unter den Einwirkungen der Trockenheit die einen Pflanzenarten, z. B. der Rotklee, früher, andere später und manche vielleicht überhaupt nicht zu leiden beginnen. Demnach stellt „Dürre" einen klimatischen bzw. meteorologischen Begriff dar, der mehr besagt als „Trockenheit", weil er erst dann zu Recht besteht, wenn die Reaktionen der Pflanzen auf Wassermangel nicht nur in vereinzelten Fällen sichtbar werden. Wenn auch die Austrocknung des Bodens während der Dürre die augenfälligste Ursache des Wassermangels und der Dürreschäden der Pflanzen darstellt, so können doch die Wirkungen trockener Luft, austrocknende Winde, hohe Bestrahlungstemperaturen, geringer Taufall und dgl. in wechselndem Maße und Verhältnis ursächlich an den Dürreschäden beteiligt sein und in mannigfacher Weise die Erzeugung bestimmter Krankheitsbilder beeinflussen. Diese selbst finden sich daher in diesem Handbuche an den verschiedensten Stellen, so unter Trockenheit des Bodens, Trockenheit der Luft (S. 424 ff), Windschäden (S. 461 ff), Hitzeschäden usf. behandelt.

Ist die Dürre in manchen Klimazonen der Erde eine dauernde, in andern eine an ganz bestimmte Zeiten des Jahreskreislaufs gebundene Erscheinung, so kann sie sich auch als eine ziemlich häufige oder als seltene, mehr oder minder stark ausgeprägte Ausnahme in Gebieten einstellen, deren Klima, wie etwa jenes von Mitteleuropa, im allgemeinen während der warmen Jahreszeit nicht unter längeren Trockenzeiten zu leiden hat. Kommt eine solche doch, so wird sie sich je nach der Jahreszeit, in die sie fällt, und je nach den Entwicklungsstadien der davon betroffenen Pflanzen ganz verschieden auswirken. Trockenheiten im Frühling steigern sich selten bis zur Dürre, da normalerweise in dieser Zeit die Gefahr vermindert wird durch den Vorrat des Bodens an Winterfeuchtigkeit. War diese aber gering, so können ebenso wie auf Flächen mit trockenheitsbegünstigenden Bodenbedingungen die Winter- und Sommersaaten und besonders die Futter- und Wiesenflächen leiden, und z. B. die Heuernte stark gesenkt werden. Trockenheit im Frühsommer wird, wenn der vorhergehende Mai niederschlagsreich war, die Heuernte nicht mehr allzusehr, um so mehr aber den Nachwuchs beeinflussen. Dabei wirkt sich häufig die Überlegenheit tiefwurzelnder Unkräuter im Kampf ums Wasser gegenüber den flachwurzelnden Gräsern und den empfindlicheren Kleearten ungünstig aus. Dürre im Juni, aber auch schon vorher, kann die Getreidearten, die in dieser Zeit ihren Hauptwasserbedarf haben, schwer treffen. Verscheinen, Notreife und dgl. (S. 432 ff) sind die Folge. Nachstehende Darstellung,

in der Meinardus[1]) die Hafererträge (Linie I) Preußens von 1878 bis 1898 den jährlich in der Zeit von März bis Juni einschließlich gefallenen Niederschlägen (Linie II) gegenüberstellt, zeigt überaus deutlich, in welch hohem Maße die Erträge, besonders bei einer so hygrophilen Fruchtart wie dem Hafer, von den Regenmengen abhängig sind.

Je mehr sich die Trockenheit gegen den Juli zu verschiebt, desto weniger wird die Ausreifung des Wintergetreides, wohl aber noch die des Sommergetreides beeinflußt. Im Jahre 1930 bedingte die vom 28. Mai bis zum 5. Juli andauernde Trockenheit auf dem Versuchsgut Nederling der Bayer. Landesanstalt für Pflanzenbau und Pflanzenschutz, München, bei Roggen eine Ertragssenkung von

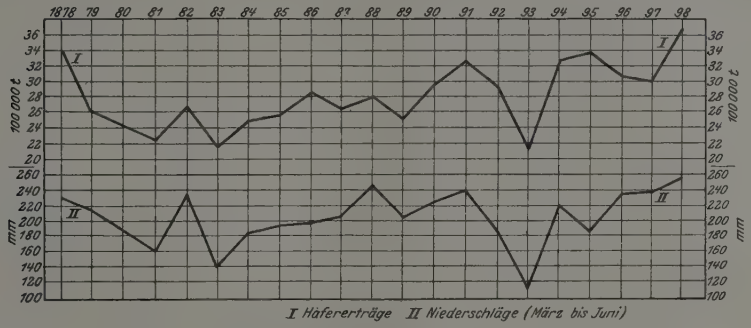


Abb. 82. Hafererträge und Regenmengen (März—Juni) in Preußen von 1878—1898. Nach Meinardus.

20 %, bei Weizen von 30 %, bei Sommergerste von 35 % und bei der gegen Dürre empfindlichsten Getreideart, beim Hafer, eine solche von 65 % gegenüber dem vieljährigen Durchschnitt. Unter den Hackfrüchten hatten besonders Frühkartoffeln und Pflanzrüben zu leiden. Trockenheit im Juli schadet dem Getreide, das sich der Reife nähert, wenig mehr, hemmt aber ebenso wie Dürre im August die Entwicklung der Hackfrüchte und stört deren normalen Entwicklungsrhythmus. Bei Kartoffeln zeigen sich dann Kindelbildungen und andere „Mehrwüchsigkeitserscheinungen" (S. 437ff), bei Rüben verstärkt sich auf bestimmten Böden die Neigung zur Herz- und Trockenfäule (S. 455). Je später sich Trockenheiten einstellen, desto mehr wird die Herbstfutterernte und auch die Herbstbestellung beeinträchtigt. Austrocknung des Bodens bedingt aber während der ganzen Vegetationszeit eine Hemmung und Lahmlegung der Tätigkeit der Bodenorganismen. Diese Organismentätigkeit wird nach H. Walter[2]) eingestellt, wenn die relative Dampfspannung im Boden unter 96 % (was bei 20° C einem osmotischen bzw. Quellungsdruck von 52 Atmosphären entspricht) sinkt, womit Entquellung des Plasmas eintritt, dessen Quellungsdruck den kritischen Wert von 52 Atmosphären übersteigt.

---

[1]) Meinardus, Verhandlungen des VII. Internationalen Geographen-Kongresses 1900, 421.

[2]) Walter, H., Der Wasserhaushalt der Pflanzen und quantitative Betrachtung. Freising, Datterer 1925; Sekera, F., Die nutzbare Wasserkapazität und die Wasserbeweglichkeit im Boden. Zeitschr. f. Pflanzenernährung usw. A. **22**, 1931, 87.

Soweit bei unvorhergesehenen Dürreperioden in Gegenden, die an und für sich nicht unter Niederschlagsmangel zu leiden pflegen, nicht Beregnungs- oder Bewässerungsanlagen eingeschaltet werden können, sind augenblickliche Gegenmaßnahmen schwierig, vorbeugende aber dort, wo man an und für sich mit höheren Niederschlagsmengen normalerweise rechnen kann, unter Umständen sogar nachteilig. Denn Aeroboe[1]) sagt mit Recht: „Ist die Organisation eines Betriebes auf ein trockenes Klima zugeschnitten, so müssen nasse Jahre ebenso zu Mißerfolgen führen, wie umgekehrt trockene Jahre stets dort die schlechtesten sind, wo die ganze Organisation mit einem feuchten Klima rechnet."

Dieser Satz Aeroboes zeigt auch, daß es sich beim Kampf gegen die Dürre und bei den Maßnahmen gegen die Dürreschäden nicht so sehr um pflanzenschutzliche Fragen, wenigstens im engeren Sinne, als vielmehr um betriebswirtschaftliche handelt, die mit der Entwicklung des Ackerbaus aufs engste verknüpft sind. Im Kampfe mit der Dürre sind die Hochkulturen Babylons und Ägyptens entstanden. Ungeheure, oft unglaublich anmutende künstliche Bewässerungsanlagen bildeten in Ägypten, Syrien, Mesopotamien, in Spanien (Valencia), in Teilen von Indien und in Nordwestchina, in Mexiko und in Peru die Grundlage blühender Kulturen. Diese versanken mit ihren Völkern dort, wo die in langen Zeiträumen geschaffenen Bewässerungsanlagen verfielen oder von Feinden zerstört und damit die Möglichkeiten des Ackerbaus vernichtet wurden.[2])

Aber am Bau der ausgedehnten Bewässerungsanlagen der genannten Gebiete haben Jahrhunderte, wenn nicht Jahrtausende gearbeitet, und nicht in jedem Gebiet, in dem sommerliche Dürreperioden das Gedeihen der Feldfrüchte gefährden, besteht die Möglichkeit, künstliche Bewässerungsanlagen zu schaffen. Ausgedehnte Gebiete kontinentaler Lagen, z. B. im südöstlichen Rußland, in den Vereinigten Staaten und in Kanada mit oft reichem Boden konnten dem Anbau von Getreide und anderen Früchten nur durch die Einführung oder Züchtung möglichst trockenheitswiderstandsfähiger Sorten und Rassen und durch solche Maßnahmen erschlossen werden, die, auf Grund von Erfahrungen oder wissenschaftlicher Forschung gefunden, dazu beitragen, dem Boden seine aus dem Winter oder aus Regenzeiten stammende Feuchtigkeit möglichst weitgehend als Reserve für Trockenzeiten zu erhalten.

Es würde weit über den Rahmen dieses Handbuches der Pflanzenkrankheiten hinausgehen, wollte man all die Maßnahmen gegen die Dürre im einzelnen hier anführen. Nur einige Beispiele können angedeutet, im übrigen muß auf die einschlägige, umfangreiche Literatur verwiesen werden. Daß diese großenteils aus Rußland stammt, das in seinen südöstlichen Steppengebieten besonders oft unter Dürre zu leiden hat, nimmt nicht wunder.[3]) Aus Rußlands Steppen holte im Jahre 1898 Mark Carleton den Frühjahrs-Kubanka und den Winter-Charkow nach den Vereinigten Staaten, wo diesen beiden Durumweizen wegen ihrer

[1]) Aeroboe, Allgemeine landwirtschaftliche Betriebslehre. Berlin 1920.

[2]) Vgl. Köppen, Die Klimate der Erde. Berlin u. Leipzig 1923, 101 ff.

[3]) Rotmistroff, W. G., Das Wesen der Dürre, ihre Ursache und Verhütung. Dresden u. Leipzig 1926. In dieser Arbeit sind die Forschungen und Ansichten vieler russischer Autoren ohne Literaturangaben angeführt.

Widerstandsfähigkeit gegen die Dürre, die sich mit einer solchen gegen den Rost gepaart erwies, eine so große Bedeutung bei der Eroberung weiter Landstriche für den Weizenbau zufallen sollte. Aber nicht nur die Wahl solcher Rassen und Sorten, welche die Trockenheit weitgehend ertragen, sondern auch die Art der Bodenbearbeitung spielt als vorbeugende Maßnahme gegen Dürreschäden eine große Rolle. Während im Jahre 1885 Angus Mackay bei Indian Head in Kanada seine Weizenfelder bestellte, brachen Unruhen aus; Militär kam und beschlagnahmte die Gespanne. Die Hälfte seiner Äcker mußte unbestellt liegen bleiben und wurde nur von Unkraut freigehalten. Diese unbeabsichtigten Brachfelder waren im nächsten Jahr die einzigen in weiter Umgebung, auf denen der Weizen die Dürre überstand. Dieses Experiment des Zufalls mag die Bedeutung der Schwarzbrache für eine günstige Gestaltung des Wasserhaushalts des Bodens in Trockengebieten, was allerdings in andern Ländern schon früher bekannt war, beleuchten. Ob es sich dabei nur um eine wassersparende Wirkung der Brache handelt, sei dahingestellt. Den Acker nur jedes zweite Jahr mit Feldfrüchten zu bebauen, gehört auch, wenigstens in ausgesprochenen Trockengebieten, zu den Grundsätzen der Campbellschen Ackerbaumethode, die in Nordamerika „Dryfarming" genannt wird.[1]) Das Campbell-Verfahren, das aber auch ganz bestimmte Bodenbearbeitung, die der Wassersparnis dient, wie Tiefpflügen sofort nach der Ernte, die Verwendung von Untergrundpackern und schweren Walzen, krümelig-lockere Erhaltung der Oberfläche und dgl. vorsieht, hat außerordentliche Beachtung gefunden: Zu den Jahresversammlungen der Gesellschaft, „Traves Missouri Dry Farming Congress" kamen seinerzeit Abgesandte aus Kanada, Brasilien, Südafrika, Rußland, der Türkei, China und aus andern, häufig unter Dürre leidenden Ländern. Wie oben schon angedeutet, gehört zu den wassersparenden Maßnahmen auch der möglichst bald der Getreideernte folgende Stoppelumbruch; Schurig-Zeestow[2]) fand den Feuchtigkeitsgehalt eines nicht geschälten Ackers in vier Wochen von 14,5% auf 9,1% gesenkt, den des geschälten dagegen nur auf 14,4%, also praktisch überhaupt nicht. Tiefes Pflügen im Herbst oder flache Pflugfurche mit gleichzeitiger Tieflockerung erhöht die Wasserkapazität des Bodens und damit seine Anreicherung mit Winterfeuchtigkeit und erleichtert gleichzeitig den Wurzeln der angebauten Pflanzen das Vordringen in tiefere Bodenschichten. Quer zur Hanglage laufende Pflugfurchen fangen das Schmelzwasser besser auf und hemmen dessen Abfluß. Auf über Winter in „rauher Furche" liegenden Feldern wird das Verwehen des Schnees verhindert und die Aufnahme des Schmelzwassers erhöht. Ist aber der Boden im Frühjahr oberflächlich abgetrocknet, so verringert das Einebnen und Abschleifen der Felder die Verdunstung und die Angriffsflächen für den Wind. Durch eine locker bearbeitete Krume wird nicht nur, wie auch bei der sogenannten Staubkultur, der kapillare Wasseraufstieg unterbrochen und dadurch die Verdunstung des Wassers verringert, sondern auch die hygroskopische Wasseraufnahme des Bodens aus der Luftfeuchtigkeit und die

[1]) Vgl. Hilgard, „Soils" und Intern. Mitt. f. Bodenkunde Bd. I; Matenaers, Campbells Anleitung zur zweckmäßigen Bodenbearbeitung als Grundlage für alle Fruchtbarkeit. 3. Aufl., 1912.

[2]) Schurig-Zeestow, Mitt. d. D. L. G. 1927, 748.

Aufnahmefähigkeit für Tau erhöht. Lebedeff[1]) führt aus, daß in den obersten Bodenschichten nachts die Wasserdampfspannung häufig geringer sei als die absolute Feuchtigkeit der Atmosphäre. Unter diesen Umständen müsse der atmosphärische Wasserdampf in den Boden eindringen und sich hier kondensieren. Von 36 Nächten von April bis Oktober wiesen 6 keine solche Kondensation auf, in den übrigen 30 reicherte sich der Boden im Mittel um 0,36 mm je Nacht an. Dem Odessaer Boden werde auf diese Weise an 200 Tagen eine Wassermenge zugeführt, die 73 mm entspricht. Auf diese Art der Bodenbefeuchtung haben Rosenberg-Lipinski[2]), der sie als inneren Tau des Bodens bezeichnete, ebenso wie Volger[3]) schon um die Mitte des vergangenen Jahrhunderts nachdrücklichst hingewiesen und ihr eine große Bedeutung während Dürrezeiten zugeschrieben. Höltzermann[4]) spricht auf Grund 30 jähriger praktischer Erfahrung in der Ukraine von „atmosphärischer Berieselung" des Bodens durch den Tau, die aber nur dann eine ausschlaggebende Rolle spiele, wenn man für Lockerhalten der Bodenoberfläche sorge. Auf diese Weise gelang es ihm, während einer neunwöchigen Dürre dem Boden nicht nur seine Feuchtigkeit zu erhalten, sondern sie sogar zu vergrößern. Aber der Tau wirkt nicht nur auf dem Weg über den Boden, sondern auch unmittelbar auf die betauten Pflanzen ein[5]) (S. 400), wodurch, wie Zattler (unveröffentlichte Versuche) neuerdings nachweisen konnte, z. B. der Hopfen Trockenheit des Bodens wesentlich leichter überwindet. Berücksichtigt man, daß nach den Messungen Hiltners[5]) die nächtlichen Taumengen während trockener Schönwetterperioden nicht oder doch längere Zeit hindurch nicht abnehmen, sondern im Gegenteil sogar ansteigen können (S. 401 Abb. 62), so wird ohne weiteres verständlich, daß alle Maßnahmen, die den Tau schützen, auch Maßnahmen gegen die Dürre darstellen. Dazu gehört der Windschutz, das Aufforsten bestimmter Gebiete, das Anlegen von Hecken und dgl. (S. 473). Auf Hawai regnet es Monate hindurch nicht, trotzdem gedeihen die Ananaskulturen ausgezeichnet, was nach schriftlicher Mitteilung des Direktors der dortigen Versuchsstation der „Association of Hawaiian Pineapple Canners, Dr. R. H. Chapman, nur der Wirkung der reichlichen Betauung zugeschrieben werden könne.

Auch der Fruchtfolge kommt im Rahmen der Maßnahmen gegen die Dürre große Bedeutung zu. So wirkt Hackfruchtkultur in der Richtung, daß die Nachfrüchte Trockenperioden besser überstehen. Weitgehend kann auch der Einfluß der Art und Zeit der Düngung auf die Auswirkungen der Dürre sein. Organische Dünger erhöhen den Humusgehalt des Bodens und damit auch dessen wasserhaltende Kraft. Künstliche Düngemittel, frühzeitig gegeben, insbesondere Stick-

[1]) Lebedeff, A. F., Die Rolle des dampfförmigen Wassers im Bereich der Boden- und Untergrundwässer. Arb. landw. Meteorologie 1913, 125; ders., Die Wasserbewegung im Boden und Untergrund. Mitt. donischen landw. Inst. 3, 1918, 220 und Zeitschr. f. Pflanzenernährung usw. A. 10, 1—36, 1927/28.

[2]) Rosenberg-Lipinski, Der praktische Ackerbau. Breslau. 5. Aufl., 1873.

[3]) Volger, Erde und Ewigkeit. Frankfurt 1857.

[4]) Höltzermann, Jahrb. d. D. L. G. 34, 1919, 384ff.

[5]) Hiltner, E., Der Tau und seine Bedeutung für den Pflanzenbau. Arch. f. Pflanzenbau 3.Bd., 1930, 1—70; ders., Der Tau, ein vernachlässigter Lebensfaktor der Pflanzen. Mitt. d. D. L. G. 46, 1932.

stoff, wirken im allgemeinen günstig, doch können sich zu hohe Gaben bei salzempfindlichen Pflanzenarten, und das sind meist auch jene, die Trockenheit am schlechtesten vertragen, durch Erhöhung der Salzkonzentrationen im Boden und in der Pflanze (vgl. S. 457) schädlich auswirken.

Mehr als Andeutungen konnten hier nicht gegeben werden: In je höherem Maße es uns gelingt, die Gefahr der Dürre, die ja allzuhäufig gerade dann gegeben ist, wenn die Temperatur- und Lichtbedingungen für die Entwicklung der Pflanzen besonders günstige sind, auszuschalten, desto sicherer und reicher werden die Ernten und desto gesünder werden sich die Bestände entwickeln.

Weitere Literatur zum Abschnitt Dürre

Burmester, Die exakte Bodenwirtschaft. Breslau 1925; Durow, Die Wasserversorgung des Ackerbodens. Pommernblatt 1927, St. 20, 525; Ebert, Erfahrungen aus dem trockenen Sommer 1925. Pflanzenbau 1925/26, 284; Forschungen auf dem Gebiete des Pflanzenbaus und der Pflanzenzüchtung (Rümker-Festschrift), im einzelnen: Heuser, Einige Fragen der Bodenbearbeitung; Berkner u. Schlimm, Untersuchungen über den Wasserverbrauch von zehn Sommerweizensorten; Opitz u. Rathsack, Über das Verhalten von Getreidesorten bei verschiedenem Wassergehalt des Bodens; Freckmann, Wasserwirtschaftliche Tagesfragen, insbesondere auf dem Gebiete der Grünlandswirtschaft. Mitt. d. D. L. G. 1927, 272; Gravert, Was lehrt uns der trockene Sommer 1925? Pflanzenbau **2**, 1925/26, 109; Heuser, Grundlagen der Pflanzenernährung. Berlin 1924; Krause, M., Steigerung der Ernteerträge durch verbesserte Bodenbearbeitung. Parey 1928; ders., Was lehrt uns der Sommer 1925? Pflanzenbau **2**, 1925/26, 111; Mann, Vor welche Fragen ist die Landwirtschaft durch das trockene Jahr 1925 erneut gestellt worden? Landw. Wochenschr. für die Provinz Sachsen und Anhalt 1926, 7. H., 125; ders., Maßnahmen gegen Dürreschäden. Prakt. Bl. f. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz. Nov. u. Dez. 1930, 171 u. 203; Schäfer, Beobachtungen über die Wirkung der diesjährigen Dürre. Pflanzenbau **2**, 1925/26, 108; Schüler, Maßnahmen in Futternotjahren. Landw. Merkbl. St. 7; Seelhorst, Die Bedeutung des Wassers im Leben der Kulturpflanzen; Sekera, F., Die Beurteilung der Wasserversorgung der Pflanze als Standortsfaktor. Zeitschr. f. Pflanzenernährung usw. A. **22**, 1931, 152; Umberg, Wie schützt man sich gegen trockene Jahre? Ernährung der Pflanze 1930, 193; Wölfer, Grundsätze und Ziele neuzeitlicher Landwirtschaft. Berlin 1920.

Stoffwechselpathologische Erscheinungen einiger Kulturpflanzen in ihrer Abhängigkeit vom Klima

Die durch ein der Pflanze nicht entsprechendes Klima hervorgerufenen pathologischen Erscheinungen sind um so schwerer zu erfassen, je unmerklicher sie sich äußern, in je längeren Zeiträumen, oft erst im Laufe von Jahren, sie sich auswirken und in je höherem Grade sie auch mit anderen Ursachen in Beziehung stehen oder verkoppelt sind. Klimaeinflüsse sind eine Ursachenkomponente, deren Erkennen zwar für das Verstehen pathologischer Vorgänge von größter Bedeutung, aber durch die Überlagerung mit oft charakteristischen und in kurzer Zeit sich auswirkenden Komponenten sehr erschwert ist. Erkrankungen, unter denen die Pflanzenarten und -sorten auf bestimmten Bodenarten, in bestimmten Bodenreaktionszonen, nach bestimmten Düngungsmaßnahmen leiden, werden unter Umständen leicht in ihrer Ursache erkannt — die oft sogar korrelativen Klimaeinwirkungen bleiben verdeckt. Insbesondere gilt dies für solche Klimaeinflüsse, die, mit den Begriffen Küstenklima — maritimes Klima — Landklima gekennzeichnet, sich oft auf weite Strecken hin ohne schroffe

Übergänge ändern, und für Pflanzenarten, die in derartig weiten Gebieten zum Anbau gelangen, ohne ihre nach Sorten und Varietäten oft verschiedenen Ansprüche an das Klima deutlich zu verraten.

Die Kartoffel

Ein typisches Beispiel ist die Kartoffel, eine der wichtigsten Kulturpflanzen der gemäßigten Klimazonen. Ihre Pathologie ist nach der parasitären Seite hin gut erforscht, die Züchtung krebswiderstandsfähiger Sorten einer der großen Erfolge des Pflanzenschutzes. Der Ursachenkomplex der Stoffwechselpathologie der Kartoffel, besonders ihrer Abbaukrankheiten, hingegen ist noch keineswegs entwirrt. Man hat Einflüsse der Bodenart, der Bodenreaktion, der Düngung als Ursachen der verschiedenen physiologischen Erkrankungen erkannt, ohne dabei zu einer Übereinstimmung der Erklärungen zu kommen. Zu einer Totalitätsbetrachtung, welche die oft aus verschiedenen Landschaften kommenden Widersprüche der Anschauungen vereinen konnte, fehlte nicht zuletzt die Einschaltung einer großzügigen Klimaberücksichtigung. Es ist das Verdienst von F. Merkenschlager, den Weg einer derartigen Totalitätsbetrachtung, der Schaffung eines „Weltbildes der Kartoffel" unter Einbeziehung des Klimas beschritten zu haben. Die von ihm herausgegebene Schriftenfolge „Zur Biologie der Kartoffel" beginnt bezeichnenderweise mit einer Skizzierung der „Geographie und Ökologie der Kartoffel".[1]) Die Forschungsrichtung erweist sich als fruchtbar: daß sie bei der Unzahl von Ursachenverkettungen gerade bezüglich der Pathologie der Kartoffel nicht sofort eindeutige Lösungen erbringen kann, ist selbstverständlich. An dieser Stelle interessieren nur die Fragen des Klimaeinflusses: Die Kartoffel ist in den mittleren Kordillieren Perus und Chiles beheimatet, ihre genauere Herkunft nach Stammpflanzen und Urheimat ist jedoch noch in ziemliches Dunkel gehüllt; aber man kann nach Merkenschlager sagen, daß sie aus mäßigkühlen Regionen mit hoher Luftfeuchtigkeit stammt. Was die Temperaturverhältnisse anlangt, so haben in Nebraska durchgeführte Versuche zu dem Ergebnis geführt[2]), daß hohe Temperaturen im Juli und August, und zwar Monatsmittel über 21°, den Saatgutwert der Kartoffel verschlechtern. Appel[3]) zeigt an einer Karte, daß sich in den Vereinigten Staaten der Kartoffelbau zwischen den Durchschnittstemperaturgrenzen von 18 und 21° C konzentriert. Nach Gram[4]) sind in niederen Lagen der Tropen gezogene Kartoffeln als Saatgut unbrauchbar, da sie nicht keimen. Wollenweber[5]) führt aus, daß die Bedingungen für den Kartoffelbau ungünstiger werden, je mehr die jährlichen Temperaturkurven

[1]) Merkenschlager, F., Zur Biologie der Kartoffel I. Arb. d. Biol. Reichsanstalt f. Land- u. Forstwirtsch. **XVII**, 1929, 3. H., 225.

[2]) Kaßner, C., Beiträge zur landwirtschaftlichen Wetterkunde V: Wetter und Kartoffelsorten in Nebraska. Mitt. d. D. L. G. **38**, 1923, 667.

[3]) Appel, O., Arbeiten der Kartoffelbaugesellschaft H. 17, 1918.

[4]) Gram, E., Einfluß des Anbauortes auf die Blattrollkrankheit der Kartoffel. Angew. Bot. 5, 1923, 1—20.

[5]) Wollenweber, H. W., Arb. aus d. Forsch.-Inst. f. Kartoffelbau H. 7, 1923 (vgl. auch Temperatur und Niederschlagskurven bei: Orton, W. H., Environment Influences in the Pathology of *Solan. tuberos.* Journ. of the Washington Acad. of Sciences **VIII**, Nr. 7, 4, 1913, 180.

von jenen für Chile abweichen, und zwar im Sinne größerer jährlicher Temperaturschwankungen. Letztere sind aber eine Begleiterscheinung des Binnenlandklimas und weisen daher auch in Richtung größerer Trockenheit und erschwerter Wasserversorgung. Durch die Arbeiten von Ziegler[1]) und Merkenschlager ist die Aufmerksamkeit auf den Wasserhaushalt der Kartoffel gelenkt und dem Wechsel des Anbauortes von den Gesichtspunkten trocken zu feucht und umgekehrt große Bedeutung zugemessen worden. Merkenschlager[2]) entwirft in einem Schema Zusammenhänge zwischen den je nach dem Feuchtigkeitsklima des Standortes wechselnden osmotischen Kräften der Knolle und deren Saatgutwert oder Abbauneigung bei Orts- bzw. Klimawechsel. Da der Ortswechsel jedoch oft nur auf eine benachbarte andere Bodenart führt, also nicht in ein anderes „Klima", herrschen hier die Einflüsse der Bodenart noch vor bzw. jene des von ihr abhängigen Kleinklimas auf engem Raum. Aber auch die Wirkung des Klimas in weiterem Sinne schält sich aus dem vorliegenden Material deutlich heraus und wird sozusagen dominierend über die geologischen Unterlagen im atlantischen Gebiet. „Aus Irland wird berichtet, daß die Kartoffel (Pflanzgutwert) unabhängig von der geologischen Formation sei. Hier schafft offenbar das Klima breite Grundlagen."[3]) Im luftfeuchten Insularklima Irlands scheinen demnach die den Abbau begünstigenden Boden-, Düngungs- und dergleichen Komponenten nicht in dem Maße zur Geltung kommen zu können wie in anderen Gebieten. In Holland und Dänemark bleibt die Kartoffel an der Seeseite gesund, im Osten dieser Länder erkrankt sie. In einer eingehenden Arbeit hat Merkenschlager[4]) den „Rückzug der Kartoffelsorte Magnum bonum nach Skandinavien" behandelt, der sich auf über 25 Jahre erstreckt. In Deutschland, „in das die klimatischen Ausläufer lufttrockener und sommerheißer Klimazonen hereinzüngeln . . . sammelte sie (die Sorte Magnum bonum) in trockenen Jahren in den Lagen, welche der Bilanzführung für Wasser, wie sie in ihrer subandinen Heimat herrschen, nicht gegensätzlich waren, eine ungeheure vitale Energie. In anderen Lagen aber, welche eine solche Bilanzführung nicht zuließen, reagierte sie mit schroffen Defekten, die sich hauptsächlich in Form der Blattrollkrankheit äußerten . . ." Sie unterlag „Schwankungen der Reize, die bald vital, bald letal ihren mitteleuropäischen Weg bezeichnet haben". Heute ist die einst gepriesene Sorte in Deutschland auf kleine Gebiete zusammengeschmolzen, die sowohl klimatologisch wie geologisch ähnliche Verhältnisse aufweisen wie Schweden, wo Magnum bonum seit 52 Jahren im Vollbesitz ihrer Vitalität ist, und wie das atlantische feuchte Küstenland Norwegens, das heute ihr Hauptverbreitungsgebiet darstellt. Besonders deutlich zeigt sich der Zusammenhang der Abbaupathologie der Kartoffel auch in Rußland: in den nördlichen waldreichen und luftfeuchteren Gebieten Ruß-

[1]) Ziegler, O., Beiträge zum Abbauproblem der Kartoffel. Naturwissenschaft u. Landwirtschaft H. 13. Freising, Datterer 1927; Dtsch. Landw. Presse 56, 317; Kritische Betrachtungen zur Ökologie des Abbaus. Arb. aus der Biol. Reichsanstalt 19. Bd., 2. H. 1931, 135.

[2]) Merkenschlager, F., Zur Biologie der Kartoffel I. Arb. aus der Biol. Reichsanstalt f. Land- u. Forstwirtsch. **XVII**, 1929, 225.

[3]) Merkenschlager, F., Zur Biologie der Kartoffel I. Arb. aus der Biol. Reichsanstalt f. Land- u. Forstwirtschaft **XVII**, H. 3, Juni 1929.

[4]) Merkenschlager, F., Zur Biologie der Kartoffel VII. Arb. aus der Biol. Reichsanstalt f. Land- u. Forstwirtschaft **XVIII**, H. 4, 1931, 341ff.

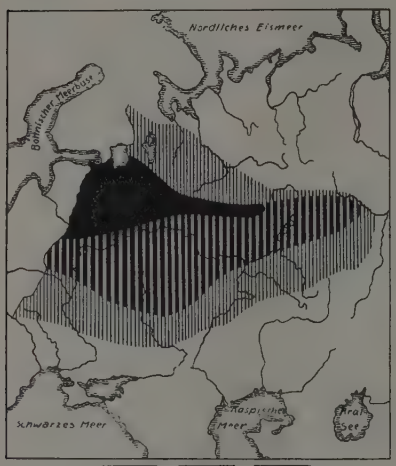


Abb. 83. Phytophoragefährdung.
Nach Roschdestwensky.

1 = Ernteausfall 12—15 %
2 = Ernteausfall 7—10 %
3 = Ernteausfall 2— 4 %

Abb. 84. „Viruskkrankheiten". Abbau.
Nach Roschdestwensky.

1 = Befall 30—40 %
2 = Befall durchschnittlich 20,6 %
3 = Erhebliche wirtschaftliche Bedeutung
4 = 1—3 % Ernteverlust
5 = Fast keine wirtschaftliche Bedeutung

lands findet „die an die Vitalität der Pflanzen gebundene Krautfäule der Kartoffel ihren ausgeprägt epidemischen Charakter, die ökologische Degeneration der Kartoffel aber im lufttrockenen Steppenklima Südrußlands".[1])

Daß mit den Störungen des Wasserhaushaltes der Kartoffel in Trockengebieten auch solche des Salzhaushaltes einherlaufen, ist naheliegend. Die Blattrollkrankheit der Kartoffel ist schon von verschiedenen Seiten auf eine „Versalzung" der Pflanzen zurückgeführt worden. E. Hiltner[2]) hat gezeigt, daß die Zuführung von Wasser durch oberirdische Organe — aus Tau und feuchter Luft — der Salzempfindlichkeit bestimmter Pflanzen, darunter der Kartoffel, entgegenwirken kann. Die Pflanze nimmt das praktisch salzfreie Wasser durch ihre Blätter auf, das verdünnend und damit ausgleichend wirkt auf die mit den Wurzeln aufgenommenen Salzmengen (S. 401). Merkenschlager nennt die Kartoffel eine „Taupflanze", die auf „Taufang" eingestellt sei. Damit rundet sich das Bild von der Stellung der Kartoffel zum Feuchtigkeitsklima, und es wird auch physiologisch verständlich, warum die Vitalität der Kartoffel im luft-

[1]) Marx, Th., u. Merkenschlager, F., Zur Biologie der Kartoffel XII. Arb. aus der Biol. Reichsanstalt f. Land- u. Forstwirtschaften **XIX**, H. 5, 1932, 415; Klemm, Kartoffelkrankheiten und -Ernten in Rußland. Ztschr. Kartoffel 11, 1931, 215—216 (Auszug aus der ebenso betitelten russ. Arbeit von N. Roschdestwensky 1931, russ.).

[2]) Hiltner, E., Der Tau und seine Bedeutung für den Pflanzenbau. Wiss. Arch. f. Landw. Abt. A, 3. Bd., 1. H., 1930, 1—80.

feuchten Küstenklima besser aufrechterhalten werden kann als im lufttrockenen Kontinentalklima. Im luftfeuchten Gebiet werden Salzstöße, die ihre Entwicklung hemmen, aufgefangen, die Pflanze kann ihren vegetativen Blattapparat kräftig und flach ausgebreitet entfalten und sich so im Verband am Felde im gegenseitigen Schatten entwickeln. Berkner nennt die Kartoffel eine auf geringen Lichtgenuß eingestellte Pflanze (S. 328), Merkenschlager bezeichnet sie als ombrophil. Es sei in diesem Zusammenhange erwähnt, daß selbst manche Pflanzen, die als solche des feuchten Waldschattens gelten, wie *Polypodium vulgare*, in der luftfeuchten Nähe der See ohne Lichtschutz gedeihen und andererseits Pflanzen, die als Sonnenpflanzen bekannt sind, wie *Calluna vulgaris*, dort, wo größere Lufttrockenheit herrscht, wie im südöstlichen Pommern, als Schattenpflanzen vorkommen.[1]) Beachtenswert ist im Zusammenhang mit der Störung des Salzstoffwechsels, daß Symptome des Kartoffelabbaus, wie die Blattrollkrankheit, in jener Entwicklungsstufe der Pflanze besonders deutlich werden, wenn diese zu blühen bzw. ihre Knollen auszubilden beginnt (S. 350).

Zucker- und Runkelrüben

In mancher Beziehung erinnern die bei der Herz- und Trockenfäule der Zucker- und Runkelrüben vorliegenden Zusammenhänge an die in den vorhergehenden Ausführungen dargelegten. Auch bei der Betarübe fällt das erste Auftreten von Krankheitszeichen in jenen Abschnitt, in dem gegenüber der Ausbildung und Vergrößerung des Wurzelkörpers die Blattentwicklung zurücktreten soll. Die Herz- und Trockenfäule tritt nur auf bestimmten Böden und nach bestimmten Düngungsmaßnahmen auf, wobei aber sommerliche Trockenperioden das Ausmaß der Krankheit sehr verstärken können. Damit ist schon angedeutet, daß Störungen des Wasserhaushaltes als Ursache mitwirken. Aus Hunderten von Erhebungen und Untersuchungen in den Jahren 1927 bis 1929 in den verschiedenen Teilen Bayerns ergibt sich nach E. Hiltner[2]) ein deutlicher Zusammenhang mit dem Klima; die Krankheit wird in den nordwestlichen Teilen Bayerns mit mehr ozeanischem Klimacharakter weniger häufig beobachtet als in dem südöstlichen, sommerheißeren, mehr kontinental beeinflußten Klimagebiet, in dem sich Trockenzeiten besonders stark auswirken können. Die Grenze bildet der Zug des Jura. Im Jahre 1928 allerdings verwischte sich diese Grenze, da auch in den nördlich und nordwestlich des Jura gelegenen Gebieten die Rüben häufiger und stärker erkrankten. Die Juragrenze trat aber auch in bezug auf den Klimacharakter weniger deutlich als in anderen Jahren in Erscheinung, da der Sommer 1928 in ganz Bayern abnorm heiß und regenarm war und seine Trockenzeit viel früher einsetzte und noch länger andauerte als im Jahre 1929. Es sei hier aber betont, daß Trockenheit und Wassermangel allein zwar Welken, unter Umständen auch das Auftreten von Trockenrissen im Rübenkörper und Gelblaubigkeit, letzteres nach Tronde[3]), hervorrufen können, zur Auslösung der Herz-

[1]) Neger, Biologie der Pflanzen. Stuttgart 1913, 93.

[2]) Hiltner, E., Über die Herz- und Trockenfäule der Zucker- und Runkelrüben. Wochenbl. d. Landw. Ver. in Bayern, Nr. 27, 1930.

[3]) Tronde, La sucrerie indigène et coloniale 1896. Zit. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten 1897, 55.

und Trockenfäule aber die ungünstigen Einflüsse des Bodens bzw. der Salzernährung hinzukommen müssen.[1]) Ist dies der Fall, so wirkt nicht nur die Trockenheit des Bodens sondern vor allem jene der Luft krankheitsbegünstigend, und zwar letztere auch dann, wenn der Boden noch genug Wasser enthält. Anscheinend liegen bei der Rübe die Verhältnisse ähnlich wie bei der Kartoffel. Bei Überdachung durch ozeanisches Klima treten ungünstige Wirkungen des Wurzelbettes mehr zurück, während sie im kontinentalen Klima umgekehrt dominanter werden. Dies muß in bezug auf den Wasser- und Salzhaushalt einer halophilen Pflanze zunächst befremdend wirken. Aber viele Halophyten können, wie Delf[2]) und Stocker[3]) gezeigt haben, in bezug auf ihre Transpiration recht hygrophil sein und nur in der luftfeuchten Strandnähe ihre Lebensbedingungen finden. In der Rübe klingt ihre Heimat, die luftfeuchten Ufer der Salzgründe, nach — sagt Merkenschlager. Bippard[4]) führt an, daß selbst in heißen Trockenzeiten die Rüben so lange kräftig weiterwüchsen und kein Wassermangel am Bestand zu erkennen sei, als nachts noch starkes Betauen stattfinde. Erst wenn die Luft so trocken geworden sei, daß selbst bei klarem Nachthimmel der Tau ausbleibt, stellten sich die Folgen des Wassermangels in erschreckender Weise ein. Dies zeigte das Dürrejahr 1911. Auf den fruchtbaren Böden in der Provinz Sachsen und in Braunschweig litten die Rüben am stärksten, während im angrenzenden Gebirgsland im Harz, auf dem Eichsfeld und im hessischen Hügelland die Feldbestände trotz ärmerer Böden viel besser waren. In diesen wald-, tal- und flußreichen Gebieten war aber selbst in diesem Jahre die Luft noch feuchter und Taufall möglich. An heißen und lufttrockenen Tagen welken die Blätter der Betarübe zur Mittagszeit häufig ziemlich stark, und zwar nicht nur im Feld, sondern unter Umständen selbst dann, wenn sie in Wasserkulturen stehen. Bei Betauung während der Nacht erholen sie sich schnell.

Abgeschnittene und angewelkte Rübenblätter, deren Schnittflächen verschlossen worden waren, nahmen in Wasser untergetaucht in zwei Stunden 25 Minuten 12,8% an Gewicht zu und hatten damit ihr Frischgewicht wieder erreicht. Wenn der Rübe die Möglichkeit einer Wasserzufuhr per folia durch feuchte Luft oder durch den Tau fehlt, scheint sie auf bestimmten Böden salzempfindlich werden zu können. In einem Tastversuch konnte E. Hiltner[5]) unter anderem bei Rüben, die in einem die Herz- und Trockenfäule begünstigenden Boden wurzelten und in einem Raum mit trockener Luft standen, durch künstliche Betauung das Auftreten der Krankheit verhindern.

---

[1]) Nach den neuen Forschungen von Brandenburg spielt als Ursache der Herz- und Trockenfäule Bormangel eine wichtige Rolle. Brandenburg, E., Die Herz- und Trockenfäule der Rüben als Bormangelerscheinung. Zeitschr. f. Angew. Bot. 13, 1931, 453—456. Phytopathol. Zeitschr. 3, 1931, 499—518.

[2]) Delf, Ann. of. Bot. 25, 1911, 485.

[3]) Stocker, O., Zeitschr. f. Bot. 16, 1924, 289—311.

[4]) Bippard, E., Zum Wasserhaushalt des Bodens. Mitt. d. D. L. G. 1920, 330.

[5]) Hiltner, E., Der Tau und seine Bedeutung. Wiss. Arch. f. Landw. A, Bd. 3, 1930, 65.

Der Hafer und andere Getreidearten

Der Hafer gilt als diejenige unserer heimischen Getreidearten, welche die höchsten Anforderungen an die Bodenfeuchtigkeit stellt. Der Hafer gilt als hygrophil. Seine osmotischen Saugkräfte sind gering. Man spricht von klimatischen Haferzonen, aber von Gersten- und Weizenböden. Der Hafer gedeiht am besten im Inselklima, wie in England. Die Marschböden Norddeutschlands und die niederschlagsreichen deutschen Mittelgebirge gehören zu seinen Hauptanbaugebieten. Das sind entweder meeresnahe oder waldreiche Gebiete, deren Luftfeuchtigkeit im allgemeinen ziemlich hoch ist und die auch als taureich angesehen werden dürfen. Daß dem Hafer feuchter Boden allein nicht genügt, sondern er auch Wasserzufuhr durchs Blatt verlangt, folgert E. Hiltner[1]) aus den Ergebnissen eines Wasserkulturversuchs, bei dem also Wassermangel vollständig ausschaltete und bei dem durch künstliche Betauung die Erträge wesentlich gegenüber unbetaut gehoben wurden. Wie sich eine Zufuhr von Tau durch die Blätter auf den Salzgehalt der Pflanze auswirken kann, zeigte ein Gefäßversuch E. Hiltners mit Hafer, Senf und Buchweizen, bei dem bei Senf die geerntete Trockensubstanz dort, wo er wöchentlich dreimal künstlich betaut wurde, in der gedüngten Reihe von 1,73 g auf 2,91 g, in der Volldüngungsreihe von 8,14 g bei unbetaut auf 11,4 g bei betaut gehoben wurde. Gleichzeitig sanken die Aschenprozente durch Betauung im ersten Fall von 14,5 auf 12,9% und im zweiten Fall von 14,5 auf 9,2%. Im gleichen Sinne lagen die Verhältnisse beim Hafer, während der Buchweizen durch die Betauung kaum beeinflußt wurde. Senf und Hafer gelten im Gegensatze zum saugkräftigen Buchweizen als im hohen Maße salzempfindlich. Merkenschlager[2]) führt an, daß man es in Tirol gern sehe, wenn der Buchweizen dreimal flaggt, das heißt, leicht anwelkt. Dieser Volksweisheit liege nicht unwahrscheinlich die Beobachtung zugrunde, daß der Buchweizen Wassermangel besser als dagegen empfindliche Unkräuter ertrage und daher letztere zurückgedrängt würden. Der Buchweizen verträgt Trockenheitswellen, beim Hafer begünstigen sie auf ähnlichen Böden, auf denen auch die Rüben an Herz- und Trockenfäule erkranken können, das Auftreten der Dörrfleckenkrankheit. Die physiologische Ursache dieser Krankheit sieht E. Hiltner in der Hemmung der Kohlensäure-Assimilation durch Überschreiten von Schwellenwerten der Konzentration bestimmter Salze (aggressive Ernährung)[3]) (S. 350). Im oben angeführten Gefäßversuch trat die Dörrfleckenkrankheit — auf der gewählten Bodenart neigt der Hafer dazu — in geringem Maße, aber nur in den nicht betauten Reihen auf. Durch den von den Blättern aufgenommenen salzfreien Tau wurden schädliche Salzschwellenwerte herabgedrückt. Den experimentellen Beweis der Tauaufnahme durch die Blätter hat E. Hiltner unter anderem an verschiedenen Pflanzen in Wasserkultur geliefert, bei denen die Wasserbewegung durch entsprechende Versuchseinrichtungen genau verfolgt

[1]) Hiltner, E., Der Tau und seine Bedeutung. Wiss. Arch. f. Landw. A, 3. Bd., 1ff.

[2]) Merkenschlager, F., Tafeln zur vergleichenden Physiologie und Pathologie der Kulturpflanzen. Berlin, Schlegel 1927.

[3]) Hiltner, E., Die Dörrfleckenkrankheit des Hafers. — Das Kohlensäure-Mineralstoffgesetz. Landw. Jahrb. 1924, 689ff.

werden konnte. Das Ergebnis des Wasserwechsels bei einer Levkoje im Laufe eines Tages vermittelt die folgende Darstellung.

Der Umstand, daß sich eine verhältnismäßig hohe Wasseraufnahme durchs Blatt gerade bei einigen Pflanzenarten, deren Pathologie auf Salzempfindlichkeit und auf Ansprüche an hohe Luftfeuchtigkeit hinweist, feststellen läßt, spricht dafür, daß der oberirdischen Wasserzufuhr eine Bedeutung zukommt, die nicht immer durch Bodenfeuchtigkeit und Wasseraufnahme durch die Wurzeln zu ersetzen ist. Bisher hat man im wesentlichen die Wirkung des Taus und jene feuchter Luft nur in einer Herabsetzung der Transpiration gesehen, aber —

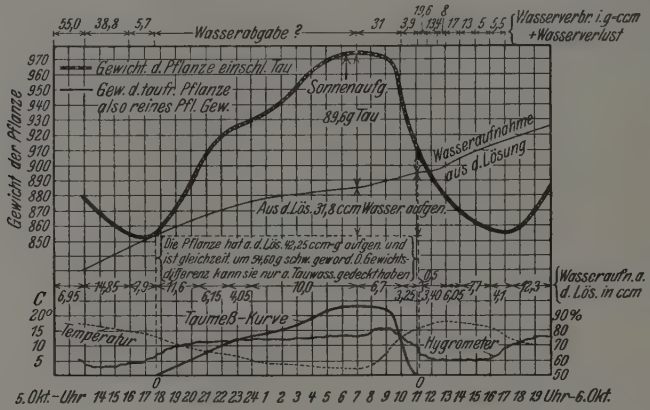


Abb. 85. Der Tau und seine Bedeutung für den Pflanzenbau. Nach E. Hiltner.

Wiss. Arch. für Pflanzenbau. Bd. 3, H. 1, 1930, 37.

mit wenigen Ausnahmen bei bestimmten Pflanzen — nicht als oberirdische Wasserquelle; ja diese Möglichkeit wurde lange Zeit von den meisten Forschern abgelehnt. Eine Parallele aus der Humanmedizin sei hier angeführt[1]): Kürzlich hat der Wiener Internist Prof. Zack experimentell nachgewiesen, daß der Mensch durch seine Haut nicht nur Wasser abgibt, sondern auch aufnehmen kann, und zwar in einigen klinisch genau beobachteten Fällen in solchen Mengen, daß das Gewicht trotz fehlender Aufnahme von Nahrung und Flüssigkeit nicht abnahm, sondern sogar anstieg.

Was die Anfälligkeit verschiedener Hafersorten und -varietäten gegen die Dörrfleckenkrankheit anlangt, so sind zweifellos ziemliche Unterschiede vorhanden. Im allgemeinen neigt Gelbhafer mehr zur Dörrfleckenbildung als der verhältnismäßig anspruchslose und aus rauheren Gebirgslagen stammende Fichtelgebirgshafer. Wird letzterer aber in klimatisch begünstigten Gegenden wie in der Vorder-Rheinpfalz gebaut, so kann er dort unter allen Anzeichen des Abbaues, wie geringer Ertrag, ungleichmäßiges Wachstum, Befall durch tierische

[1]) Vgl. Hiltner, E., Lassen sich von percutan aufgenommenem Wasser Heilwirkungen erwarten in Parallele zur physiologischen Sonderwirkung perfolial zugeführten Wassers bei den Pflanzen? Ztschr. f. d. ges. Experimentelle Medizin. Bd. 86, 1933, 716.

und pflanzliche Schädlinge leiden und, was die Dörrfleckenkrankheit anlangt, weit hinter Gelbhafer zurückstehen. Saatgut von solchem, in besonders günstigen, aber seiner Konstitution nicht entsprechenden Klimalagen gebauten Fichtelgebirgshafer ergibt, in andere Lagen zurückgebracht, einen weit krankheitsanfälligeren Nachbau als solches aus rauheren Gebieten. Umgekehrt kann sich Gelbhafer verhalten. Die Sortenanfälligkeit ist demnach je nach Herkunft und Anbauort verschieden, so daß sich Erfahrungen über widerstandsfähigere Sorten nur auf Grund örtlicher Versuchsergebnisse von Fall zu Fall schaffen lassen. Im Mangansulfat, rechtzeitig angewandt, ist ein Mittel gegen die Dörrfleckenkrankheit gegeben. Je stärker die Krankheit ohne Mangansulfat auftritt, desto höher sind die Ertragssteigerungen mit Mangansulfat. Wo der Hafer seine optimalen Wachstumsbedingungen findet, bleibt Mangansulfat praktisch wirkungslos. Auf Grund dieser aus zahlreichen Versuchen ermittelten Zusammenhänge folgert E. Hiltner[1]), daß dort, wo durch Mangansulfat günstige Wirkungen hervorgerufen werden, ohne daß sich äußerlich Dörrfleckenkrankheit (ohne Mangan) zeigt, doch schon geringe Störungen des Stoffwechsels in Richtung der Dörrfleckenkrankheit vorliegen.

Nebenbei sei bemerkt, daß sich der Berglandreis bei Gefäßversuchen in München bezüglich der Dörrfleckenkrankheit ähnlich verhielt wie Hafer. Aber auch auf Böden, auf denen der Reis nicht dörrfleckenkrank wurde, gelang es nicht, ihn zur Rispenbildung zu bringen. Obwohl es sich zum Teil um Sorten aus den nördlichen Teilen Japans handelte, die Temperaturverhältnisse der Anbaujahre (1921) sehr günstig waren und auch der Boden immer durch Begießen genügend feucht gehalten wurde, zeigte der Berglandreis eine hohe Empfindlichkeit gegen trockene Luft, rollte untertags seine Blätter zusammen, die er nur, soweit er im Freien stand, nachts oder dann ausbreitete, wenn während Regentagen die Luftfeuchtigkeit größer wurde.

Die Stellung des Hafers zum Klima erfordert noch die Erwähnung einer Krankheit, an deren Auslösung ebenfalls Trockenheit beteiligt ist (S. 433): nämlich die sogenannte „Hafersucht".[2]) Das Vorkommen der letzteren ist scharf begrenzt auf das den Alpen nördlich vorgelagerte Gebiet, in dem infolge der hohen Niederschlagsmengen und der Graswüchsigkeit das Wiesenland vorherrscht und in dem „Egarten"wirtschaft, das heißt zeitlicher Wechsel zwischen Acker- und Wiesennutzung betrieben wird. Die ausgesprochen von Klima und Boden bedingte Krankheit ist dadurch gekennzeichnet, daß der zumeist recht gut wachsende Hafer zur Zeit, in der das „Schossen" erfolgen soll, eine Wachstumshemmung erleidet, die vor allem in dem Nicht„hadeln", das heißt dem Steckenbleiben der Rispen zwischen den Blattscheiden sowie in einer helleren Verfärbung der bis dahin schön dunkelgrünen Pflanzen zum Ausdruck kommt. Je nach Stärke der Krankheit zeigen sich alle Übergänge von völlig rispenlosen bis zu normal gestreckten Pflanzen, die aber auch nur kümmerliche Rispen ausbilden. Namentlich in trockenen Jahren kann die Krankheit schwere Schädigungen hervorrufen und einen erfolgreichen Haferbau fast unmöglich machen.

[1]) Hiltner, E., Die Dörrfleckenkrankheit des Hafers und ihre Heilung mit Mangan. Landw. Jahrb. 1924, 689 ff.

[2]) Hiltner, E., Pflanzenschutz nach Monaten geordnet. 2. Aufl. Stuttgart, Ulmer 1926.

Befriedigende Gegenmaßnahmen sind noch nicht bekannt. Auch muß es dahingestellt bleiben, inwieweit die durch die Egartenwirtschaft bedingten biologischen Verhältnisse des Bodens ursächlich mitwirken. Doch ist sicher, daß eine Störung des Wasserhaushalts die Hauptrolle spielt. Boden und Luft sind an und für sich in diesen Wiesengegenden feucht, und der Hafer wächst zunächst meist unter günstigen Bedingungen heran. Trockenheitswellen treffen ihn durch Kontrastwirkungen schwerer als in verhältnismäßig trockenen Lagen. Es ist naheliegend, in dem im Alpenvorland häufigen trockenen Föhnwind eine krankheitsbegünstigende Komponente zu sehen. Ziegler[1]) schreibt in einer kürzlich erschienenen Arbeit: „Sicher gedeihen in unserem Gebiet (Gegend von Freising, Oberbayern) nur die Xerophyten unter den Hafersorten". Herrscht feuchte Witterung zur Zeit der Körnerausbildung, so bedingt dies „die Deponierung nur geringer osmotischer Werte, die zu niedrig sind, um den Anforderungen der in der ersten Jugendentwicklung häufig auftretenden Föhnlagen gerecht zu werden". Hiermit weist Ziegler, wenn auch nicht im Zusammenhange mit der Hafersucht, auf den großen und nach Anschauung des Verfassers viel zu wenig beachteten Einfluß des Föhns auf die Entwicklung der Pflanzen hin.

Das plötzliche Hellerwerden des vorher schön grünen Hafers beim Sichtbarwerden der Hafersucht deutet auf eine Störung des Assimilationsapparates. E. Hiltner hat im „Kohlensäure-Mineralstoffgesetz" (S. 351) auf die Bedeutung hingewiesen, die einer genügenden Kohlehydraterzeugung und einem entsprechenden Zuckervorrat zur Abpufferung schädlicher Salzstöße zukommen. Nach H. Walter[2]) beeinflußt jede Änderung im osmotischen Gleichgewicht der Zelle die Assimilation ungünstig, und die Assimilationsenergie nimmt mit der Erhöhung der Zellsaftkonzentration und Plasmaentquellung proportional ab. Die Salzempfindlichkeit des Hafers steht nach Klinkowski in engster Beziehung zu seiner geringen Saugkraft.[3]) Foschum[4]) ordnet 31 Hafersorten nach ihrem osmotischen Wert in drei Gruppen mit verschiedener Saugkraft.

Beachtenswert erscheint, daß die Untersuchung Foschums von 17 Maissorten osmotische Werte ergaben, die sich fast in derselben Spanne bewegen wie jene des Hafers. Selbst Maissorten aus Trockengebieten weisen kaum wesentlich höhere Werte auf als die Höchstwerte bei Hafer. Es muß bis heute dahingestellt bleiben, inwieweit der Mais seinen Wasserbedarf aus dem nächtlichen Tau decken kann. Jedoch sind selbst während der Trockenzeiten in der ungarischen Ebene die Maisfelder am Morgen häufig so taunaß, daß man sich beim Durchschreiten völlig durchnässen würde. Auch berichtet Wassilytschenko[5]), daß am Nordkaukasus infolge der unregelmäßigen Niederschläge, der großen Lufttrockenheit und der Bodentemperatur der Erfolg mineralischer Volldüngung bei Mais zu

[1]) Ziegler, O., Beiträge zur Ökologie des Hafers. Landw. Jahrb. 75. Bd., 1932, 665.

[2]) Walter, H., Bericht d. Dtsch. Bot. Ges. 46, 530—539.

[3]) Klinkowsky, Zur Saugkraft des Hafers. Fortschr. d. Landw. 3, 1928, 837—838; ders., Fichtelgebirgshafer und von Lochows Gelbhafer — ein physiologischer Vergleich. Angew. Bot. XI, 1929, 127.

[4]) Foschum, O., Über die Saugkraft verschiedener Hafer- und Maissorten, Fortschr. d. Landw. 3, 1928, 1014—1017.

[5]) Wassilytschenko, Düngung und Ernte 1930, 176—179. Russ. ref. Dtsch. Landw. R. Bd. 7, 482.

gering wäre, um wirtschaftlich zu sein. Die Pflanzen entwickeln sich zwar anfangs infolge der Düngung üppig, können aber später ihre Blattmasse nicht mehr ernähren und gehen durch Trockenwinde zugrunde. Als Parallele sei angefügt, daß die ausgesprochensten Dürreschäden in Südrußland am Weizen nach Feststellung von Zalenski-Saratow, wie Herr Professor Prianischnikov dem Verfasser mündlich mitteilte, dann eintreten, wenn eine vertikale Luftbewegung von oben nach unten einsetzt (föhnähnliche Trockenwinderscheinung?) und selbst während der Nacht die Abkühlung und die Erhöhung der relativen Luftfeuchtigkeit verhindert.

In der Stoffwechselpathologie der heimischen Getreidearten spielt die Dörrfleckenkrankheit nur beim Hafer eine wesentliche Rolle. Roggen, Gerste und Weizen haben, soweit das Klima in Frage kommt, eine weit größere ökologische Streubreite als der Hafer und machen vor den Bedingungen des kontinentalen Klimas nicht halt. Ihre osmotischen Kräfte sind höher als beim Hafer und ihr Wasserhaushalt, vor allem während der Jugendentwicklung, nicht so gefährdet.

Die Kraft im Kampf ums Wasser macht sich schon bei der Keimung bemerkbar, deren Einsetzen und deren langsamerer oder schnellerer Verlauf durch die osmotischen Kräfte des Saatgutes bestimmt wird. Nach Scheibe und Staffeld[1]) ist der Rohrzuckergehalt des Getreidekornes im Embryo lokalisiert und zeigt — in Prozenten des Gesamtkornes berechnet — eine weitgehende Parallelität mit der Reihenfolge der Saugkraftmaxima der Getreidearten, der Keimgeschwindigkeit und der Temperaturminima der Keimung:

	Hafer	Sommerweizen	Winterweizen	Sommergerste	Winterroggen
Rohrzuckergehalt des Korns in % . .	1—2	←	2—3	→	6—7
Saugkraftmaxima, Atmosphären . . .	10—20	22—30	22—35	23—35	28—30
Temperaturminimum der Keimung °C	4—5	←	3—4	→	1—2

Nach einem Trockenjahr mit gutem Erntewetter ist der Rohrzuckergehalt höher als nach einem Regenjahr; auch ist der Gehalt xerophiler Sorten höher als der hygrophiler, der von Trockenherkünften höher als der von Feuchtherkünften. Eingehend zeigt Scheibe[2]) diese Zusammenhänge an der Keimung des Hafers und seiner Sorten und Herkünfte an Hand zahlreichen Versuchsmaterials und unter Anführung der einschlägigen Literatur.

Die Wirkungen des Windes

Stürme vermögen einzelne Bäume umzubrechen oder, wenn diese flache Wurzeln haben, mitsamt dem Wurzelballen umzuwerfen. Sturmbahnen besonderer Gewalt können ganze Waldstriche niederlegen. Föhnstürme in den

[1]) Scheibe, A., u. Staffeld, U., Der Rohrzuckergehalt der Samen als ein Hinweis für den physiologisch-ökologischen Charakter der Getreidearten und -sorten. Fortschr. d. Landw. 6, 1931, 364—369.

[2]) Scheibe, A., Die Keimung des Hafers in ihrer Abhängigkeit von der physiologischen Konstitution des Saatgutes. Arch. f. Pflanzenbau Abt. A, 8. Bd., 4. H., 1932, 579—649.

Abb. 86. Zwei windgedrückte und windgeschorene Fichten.

Die linke Pflanze trägt zwei Hexenbesen und drei Sekundärwipfel. Nach Klein, L., Die botanischen Naturdenkmäler des Großherzogtums Badens usw. Karlsruhe 1904. Abb. 26.

Alpen verheeren oft die Wälder ganzer Talhänge.[1]) Schon starker Wind kann zum Zerfetzen von Blättern führen. Laubert[2]) beschreibt das Abknicken der Mittelrippen und darauffolgendes Absterben der Blattflächen bei Roßkastanien durch böigen Wind.

Mehr interessieren an dieser Stelle die Wirkungen des Windes, die nicht zur Vernichtung, wohl aber zu bestimmten Reaktionserscheinungen der Pflanzen und zu Erkrankungen führen. An der Küste der Meere werden einzeln stehende Bäume von den anhaltenden Winden entstellt und verzerrt; nur die an der Leeseite des Baumes stehenden Triebe werden erhalten, die Krone entwickelt sich ganz einseitig, und auch der Stamm neigt oft zur Leeseite starküber. Derartigem „Fahnenwuchs" begegnet man auch häufig auf sonst kahlen Flächen der Höhen. Meist sind es einzelne Wetterbäume, die den Rest einstiger Bestände darstellen. Auch an den Baumreihen längs der Landstraßen zeigt sich oft die formbeeinflussende Wirkung des Windes. Ist auf der Leeseite des Baumes ein tiefer Straßengraben, so kann die Neigung des Baumes besonders auffallen, weil seine einseitig entwickelten Wurzeln den Baum weniger stützen. Richten sich aus solch geneigten Stämmen die Spitzen und die jungen Triebe wieder in die Senkrechte, so entsteht der „Säbelwuchs".

[1]) Abb. S. 48 in Münichsdörfer, Die Böden Bayerns I. München, Knorr & Hirth 1932. Über einen großen Windbruch in der Schweiz vgl. v. Greyerz, Über die Föhnsturmkatastrophe vom 4./5. Januar 1919 im Berner Oberland. Schweizer Ztschr. f. Forstwesen **LXXII**, Nr. 1, 1921, 2—11, mit 1 Kartenskizze; Werth, Sturmschäden in Oberschlesien. Nachrichtenbl. f. d. Dtsch. Pflanzenschutzdienst 1929, IX, 19.

[2]) Laubert, R., Auffällige Blattschäden an Roßkastanien. Gartenflora **LXVIII**, 1919, 208.

J. Braun[1]) hat die mechanisch schleifende Windwirkung durch mitgeführte Schneekristalle u. dgl., die zu völliger Entrindung und zu Verletzungen und Verfärbungen der Blattfläche führen kann, näher untersucht.

Der Grund zu Verzerrungen und Verkrüppelungen von Bäumen ist aber nicht nur die mechanische Kraft des Windes, sondern in hohem Maße auch seine austrocknende, wassersaugende Wirkung, die die Zweige auf der Luvseite nicht zur Entwicklung kommen oder absterben läßt. Die Windgeschwindigkeit spielt dabei eine große Rolle, doch sind natürlich die dem Pflanzenleben feindlichen Grenzwerte der Geschwindigkeit je nach Pflanzenart verschieden.

Der Widerstand des Bodens und seine Unebenheit bremst die Windgeschwindigkeit und damit seine ungünstigen Wirkungen.[2]) Stevenson[3]) gibt folgende Angaben über die Zunahme der Windgeschwindigkeit mit der Höhe: 0,05 m Höhe = 1,04 m/sec Geschwindigkeit; 0,5 m = 1,95 m/sec; 8 m = 2,43 m/sec. Stocker[4]) beobachtete in der Heide bei Bremerhaven

	am 11. Januar 1921 bei Sturm	an einem sonnigen, windigen Tag am 12. X. 1920
Zwischen der Calluna . . .	in 10 cm Höhe −1,0 m/sec	in 2 cm Höhe weniger als 0,008 m/sec
Zwischen d. Calluna-Wipfeln	„ 30 „ „ −1,4 „	„ 40 „ „ 1,7 „
„ „ „ „	„ 50 „ „ −3,7 „	— —
Über der Heide	„ 180 „ „ −9,3 „	„ 180 „ „ 5,1 „

Das Beispiel zeigt, wie verhältnismäßig groß die Luftruhe innerhalb der Vegetation selbst bei stärkerem Wind ist. Nur dadurch ist es erklärlich, daß sich zwischen den Pflanzen ein Mikroklima auszubilden vermag, das in vieler Beziehung (Luftfeuchtigkeit, Temperatur, Wind u. dgl.) vom umgebenden Klima, wie es sich auf Grund der meteorologischen Tagesangaben darstellt, ganz beträchtlich abweichen kann. In jedem Getreide- und Kartoffelfeld, in jedem Hopfengarten, im Laub- und Nadelwald, kurz in jeder Pflanzengesellschaft bildet sich ein typisches Mikroklima aus. Die Beachtung dieser Tatsache ist vom Gesichtspunkt der Pflanzenpathologie aus von größter Bedeutung, denn es gibt zweifellos Fälle, bei denen durch Zerstörung einer Pflanzengesellschaft und damit auch ihres selbstgeschaffenen Eigenklimas die Wiederherstellung des früheren Vegetationszustandes nicht oder doch nur unter größten Schwierigkeiten gelingt: Das Pflanzenklima ist ein anderes geworden. Lundegardh bringt ein schönes Beispiel[5]) dafür, daß es eine Trockengrenze des Waldes entlang der Meeresküsten gibt. Während in der Bodennähe typisches Hygrophytenklima herrscht, sind die Verhältnisse schon einige Meter höher infolge der heftigen und anhaltenden Meereswinde mehr jene eines Xerophytenklimas. Ähnlich liegen die Verhältnisse im Hochgebirge.

[1]) Braun, Jos., Mechanische Windwirkung auf die hochalpine Vegetation. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **XIX—XXI**, 1916, und Vegetationsverhältnisse der Schneestufe in den Rätisch-Lepont. Alpen. Neue Denkschr. Schweiz. N. Ges. **XLVIII**, 1913, 347, mit Taf. u. Abb.

[2]) Vgl. Geiger, R., Das Klima der bodennahen Luftschicht. Braunschweig 1927.

[3]) Stevenson, Th., Journ. of the Scott. Met. Soc. new. ser. 5, 1880, 103 u. 348.

[4]) Stocker, O., Klimamessungen auf kleinstem Raume. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 1923, 145.

[5]) Lundegardh, Klima und Boden. Jena 1925, 210.

An Hand von Abbildungen zeigt Lundegardh, wie an einer maritimen Waldgrenze gegen das Meer zu die Bäume immer kleiner werden und schließlich (Erlen) Strauchform annehmen. Man kann demnach sagen, der Wald schafft sich selbst in langsamem Übergang seinen eigenen Windschutz und sein eigenes Klima. Besonders stark ist die austrocknende Windwirkung im Winter, zumal wenn es sich um trockene Winde handelt. Die bremsende Wirkung der Vegetationsdecke wird überdies dort, wo die Belaubung fehlt, sehr herabgesetzt. Aus den Feststellungen Kihlmanns[1]) geht hervor, daß trockene Winde bei Frostwetter die polare Baumgrenze bedingen. Die Bäume auf der Tundra werden nicht höher als die schützende Schneedecke im Winter. Jeder Sproß, der sich im Frühjahr über diese Linie erhebt, geht im Winter durch Austrocknung zugrunde. Tischähnliche Baumkronen sind die Folge. Kny führt das Absterben von Zweigen auf der Luvseite von Bäumen auf ähnliche Gründe zurück: sie werden während des Winters vom Wind ausgesaugt und vertrocknen.[2]) Graf von Schwerin schreibt die dickästigen Kugeln mancher Baumkronen (besonders Roßkastanie, Eiche, Spitzahorn) an Straßen der Windwirkung zu.[3])

An vielen Küsten und im Hochgebirge werden von den herrschenden starken Winden hochwachsende Arten ausgemerzt, und in windreichen Gebieten werden die windharten Bäume die empfindlicheren verdrängen. Die baumartige Bergkiefer *(Pinus uncinata)*, die früher weiter verbreitet war, hat sich dorthin zurückgezogen, wo andere Bäume nicht mehr gedeihen wollen, nämlich an die windgefegten Stellen mit geringer Luftfeuchtigkeit oberhalb der Höhengrenzen des Waldes.[4])

Außer *Pinus uncinata* erwies sich z. B. an der Ostseeküste die amerikanische *Picea Canadensis (P. alba)* als besonders windfest. Pillichody berichtet über das verschiedene Verhalten von *Populus Canadensis* und von *P. nigra Italica*, der Pyramidenpappel, bei einer Allee an der Rhone (bei Saillens im Wallis); die erstere zeigte regelmäßig eine übereinstimmende Neigung mit der herrschenden Windrichtung talaufwärts, die letztere war gänzlich indifferent, sie stand steil aufrecht. An der belgischen Küste wird bereits seit langem *Populus nigra* als Windschutz angepflanzt.[5]) Fritzsche[6]) untersuchte die Erhöhung der Wasserabgabe von Bäumen und erhielt folgende Reihe zunehmender Wasserabgabe infolge von Wind: Fichte, (Tanne), Douglasie, Spitzahorn, Buche, Esche, Birke, Hasel. Während bei der Fichte die Steigerung der Wasserabgabe durch Wind nur etwa ein Drittel ausmacht, kann sie bei den letztgenannten Arten auf das Dreieinhalbfache steigen. Stark windexponierte Baumbestände sind im Höhen-

---

[1]) Kihlmann, A. O., Pflanzenbiologische Schilderungen aus Russisch-Lappland. Helsingfors 1890.

[2]) Kny, L., Über die Aufnahme tropfbar flüssigen Wassers durch winterlich-entlaubte Zweige von Holzgewächsen. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. **XIII**, 1895, 361—375.

[3]) Schwerin, Graf F. v., Baumkronen als „Windkugeln". Mitt. d. Dtsch. Dendrol. Ges. **XXVIII**, 1919, 181f., mit 1 Taf.

[4]) Kirchner, Loew u. Schroeter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas I, 207.

[5]) Pillichody, A., Verschiedenes Verhalten gegen Windströmung. Schweiz. Zeitschr. f. Forstw. **LXXI**, 1920, 154f. mit 1 Taf.; vgl. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten **XXXII**, 1922, 27.

[6]) Fritzsche, K., Physiologische Windwirkung auf Bäume. Neudamm, J. Neumann 1929.

und Gesamtwachstum gehemmt, Stamm- und Querschnittform wird geändert. Die viel gepflegte Durchlichtung kann nach Fritzsche, wenn sie unrichtig zu den herrschenden Windrichtungen vorgenommen wird, den Zweck vermehrter und besserer Holzerzeugung völlig verfehlen.

Oberförster R. D.[1]) bezeichnet Bergkiefer, Schwarzkiefer, Sitkafichte, Weißfichte, Tanne und Sorbus als windhart, Ulme, Eiche, Pappel, Linde, Birke, Hainbuche, Buche und Obstbäume als weniger widerstandsfähig, und Fichte, Lärche (?) und Kiefer als besonders gefährdet; die Fichte, und das gilt wohl sicher auch für die Lärche, aber nur dann, wenn sie nicht von Jugend auf freistehend aufgewachsen sind. Als Vorbeugungsmittel werden Vermeidung plötzlicher Freistellung des Waldrandes, Pflanzung von windharten Holzarten an der Windseite der Bestände, Schutz des Jungwuchses durch Hecken, Unterwuchs und dergleichen genannt.

Im Hochgebirge gelten nach der Bergkiefer die Zirbel oder Arve, die Lärche und auch die Fichte als besonders windfest. Bernbeck hält die Hochgebirgsfichte (Spitzfichte) für eine eigene, besonders windfeste Rasse.[2])

Für die Erklärung des Säbelwuchses und anderer durch Wind bedingter Baumformen sind die interessanten Untersuchungsergebnisse von G. Kraus[3]) von Wichtigkeit. Schüttelt man nämlich einen frischen wachsenden Sproß einer krautartigen oder holzigen Pflanze, so daß er sich schließlich bogenförmig mit überhängender Spitze krümmt, dann steigt sofort die Konzentration des Zellsaftes auf der konvexen Seite infolge Neubildung von Zucker im Augenblick der Erschütterung. Diese bemerkenswerte Eigentümlichkeit bezieht sich nicht bloß auf die Achsenorgane allein, sondern auch die halbwüchsigen und ausgewachsenen Blattstiele zeigen das gleiche Verhalten. Die Zuckerbildung ist übrigens nicht an die Krümmung gebunden, sondern von der Bewegung an sich abhängig, und mit der Zuckerbildung geht häufig ein Verschwinden der freien Säure Hand in Hand. Daß Erschütterungen die Transpirationsgröße vermehren, beobachtete Ferruzza[4]) an Palmen und Sukkulenten, nachdem schon früher Wiesner[5]) und Eberdt[6]) gezeigt hatten, daß der Wind eine Transpirationsbeschleunigung veranlaßt. Daß selbst sehr geringe Erschütterungen die Verdunstungsgröße steigern, wurde von Kohl[7]) und Baranetzky gefunden. Betreffs der weiteren Literatur sei auf Burgerstein verwiesen.[8])

---

[1]) Der Wind als Krankheitsfaktor und Gefahrenquelle im Walde. Die prakt. Landw. 47, 1928, 33.

[2]) Bernbeck, Der Wind als pflanzenpathologischer Faktor. Englers Bot. Jahrb. **XLV**, 471, weitere Literaturangaben S. 470; vgl. auch Rubner, Die pflanzengeographischen Grundlagen des Waldbaus. Neudamm, J. Neumann 1924.

[3]) Kraus, G., Über die Wasserverteilung in der Pflanze II. Der Zellsaft und seine Inhalte. Abh. d. Naturf.-Ges. zu Halle XV; vgl. Bot. Ztg. 1881, 389.

[4]) Ferruzza, G., Sulla traspirazione di alcune palmi etc. Contrib. Biol. veg. II, 213—246, 1899; vgl. Bot. Jahresber. 1899, II, 124.

[5]) Wiesner, J., Grundversuche über den Einfluß der Luftbewegungen auf die Transpiration der Pflanzen. K. K. Akad. d. Wiss. Wien, 1887, Bd. XCVI.

[6]) Eberdt, O., Transpiration der Pflanzen und ihre Abhängigkeit von äußeren Bedingungen. Marburg 1889, 82.

[7]) Kohl, F. G., Die Transpiration der Pflanzen. Braunschweig 1886.

[8]) Burgerstein, Transpiration der Pflanzen. Jena 1904. 2. Aufl. 1920.

Da man nun aus der örtlichen Verteilung des Zuckers in den Geweben schließen kann, daß er im Stoffwechselprozeß der Pflanze eine (wenn auch nicht unmittelbare) Vorstufe der Zellulosebildung ist, so läßt sich annehmen, daß mit der Erhöhung der Zuckerbildung im windbewegten Pflanzenteil die Zellulosebildung und Zellwandausbildung beschleunigt werden. Man wird also in der Deutung kaum fehlgehen, daß die Krümmungen durch den Wind deshalb schneller fixiert werden, weil die konvexe Seite der Krümmung leichter Zucker und Zellulose bildet. Der Zweig erhärtet früher und wird nicht so lang; auch dies kann mitwirken am gedrungenen Bau auf der Windseite und der schlanken bis peitschenförmigen Zweigbildung auf der windgeschützten Seite.

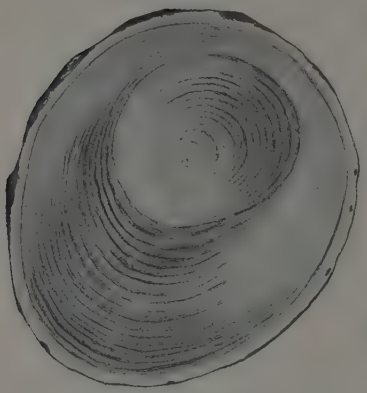


Abb. 87. Querschnitt durch einen Fichtenast, der das feste Rotholz im innern Teile der Holzscheibe auf der Zweigoberseite, in den äußeren Jahresringen aber auf der Zweigunterseite zeigt. Nach R. Hartig.

Auch die Ausbildung und der Wechsel des dickwandigen „Rotholzes" und des helleren, lockeren „Zugholzes" wird nach Hartig von Windwirkungen beeinflußt, besonders insofern, als die stärker beastete Leeseite dickere Jahresringe und mehr Rotholz, die astärmere Luvseite mehr Zugholz ausbildet.[1])

Namentlich für die Pflanzen des Hochgebirges hat der in der regio alpina fast ausschließlich niedrige und in den weniger windbewegten Luftschichten bleibende Wuchs auch bezüglich der Temperaturansprüche der Pflanzen große Bedeutung, denn der Wärmehaushalt der Pflanzen wird durch den Wind sehr beeinflußt. Dies zeigt Smith durch Temperaturmessungen eines Magnolienblattes[2]): Während die Temperatur von 10 Uhr bis 12 Uhr etwa 2° zunahm, schwankte die Blattemperatur je nach wechselnder Windstärke zwischen 34° und 44° C.

Kuckuck und Graebner[3]) beobachteten an der „Kartoffelallee" auf Helgoland bei scharfem kaltem Winde glasiges, geplatztes Kartoffelkraut und erklärten diese „Frostwirkung" mit Verdunstungskälte infolge des starken Wasserentzuges durch den Wind.

Über eine merkwürdige Verwachsung von Blatträndern an *Syringa*, deren austreibende Knospen durch kalte Winde außen ausgetrocknet waren, berichtet Lingelsheim.[4]) Durch die zusammengetrockneten äußeren Blätter waren die inneren fest eingeschlossen und zusammengedrängt.

Bei Gartenkulturen ist oft der Schutz gegen die rauhen Frühjahrswinde notwendiger als gegen Frost. Beispielsweise beobachtete man im April 1905,

[1]) Hartig, R., Holzuntersuchungen. Berlin, Springer 1901, 50.
[2]) Smith, A. M., Ann. of the Royal Bot. Gardens Peradeniya IV, Part. V, 1909, viel. Lit.
[3]) Sorauer, 5. Aufl., 500.
[4]) Lingelsheim, A., Verwachsungserscheinungen der Blatträndern bei Arten der Gattung *Syringa*. Beih. Bot. Centralbl. **XXXIII**, I, 1912, 94ff.

daß junge Rhabarberblätter, die den Frost vertragen, wenn sie unberührt langsam auftauen, sich stark beschädigt zeigten, soweit die gefrorenen Blätter vom Winde getroffen worden waren. Ebenso wurden junge Rosentriebe nur dort verletzt, wo der Wind sie hatte fassen können. Während in windstillen Lagen junge Gemüse und Blumenpflanzen gut standen, waren sie dort verdorben, wo der Wind frei zutreten konnte.[1]) Außer der Steigerung der Verdunstungsgröße kann auch die gegenseitige mechanische Reibung der noch zarten Organe schädigend mitwirken.

Das Belassen toter Pflanzenreste (Laub, Grasbüschel, vorjährige Blütenstiele und dergleichen) bis zum späten Frühjahr hin ist eine Anpassung, deren Wichtigkeit als Schutz gegen das Vertrocknen durch Frühjahrswinde oft nicht genügend gewürdigt wird. Man kann fast alljährlich die Erfahrung machen, daß Pflanzen schwere Winter gut überstanden und wintergrüne Gewächse (auch Nadelhölzer) usw. ihr Laub behalten haben. Wenn aber wenige Tage nach der Entfernung des Schnees windiges, helles Wetter eintritt, vertrocknen die bis dahin noch saftig gewesenen Blätter. Möglicherweise tritt bei dieser schnellen Austrocknung der Gewebe eine ähnliche Veränderung der Eiweißstoffe im Protoplasma ein, wie sie Gorke[2]) als Frostwirkung nachgewiesen hat. Die Folge ist bei manchen Gewächsen eine vollständige Schüttekrankheit, die, wie auf S. 430ff. angeführt wurde, dort unterbleibt, wo durch vorjährige Vegetationsreste ein Schutz gegen Wind und Frost geboten wird. Unsere gewöhnlichsten überwinternden Blütenstauden, Getreidesaaten, Gehölzanlagen usw., gehen manchmal erst im Frühjahr durch Vertrocknen zugrunde.

Als bedeutender Schädiger wirkt ferner der Wind durch Abwehen der Schneedecken. Saaten der verschiedensten Art erhalten sich in Furchen auf der vom Winde abgekehrten Seite selbst bei minimaler Schneebedeckung, während sie auf der Windseite häufig zugrunde gehen.

Auf die Vertrocknungsgefahr durch Wind bei gefrorenem Boden ist schon auf S. 464 eingegangen. Aber auch im Sommer können in voller Vegetation befindliche Pflanzen durch Windwirkungen mehr oder weniger stark geschädigt werden.

So führt Münch[3]) die Gipfeltrocknis bei Überhältern, namentlich der Eiche, auf Windwirkung zurück. Faber[4]) berichtet, daß die Gipfeldürre des Kakaobaumes auf Java nach Zehntner am schlimmsten gegen Ende des Westmonsuns auftritt. Dabei sterben meist nur 10—20 cm der Gipfel, seltener bis zu 1 m lange Äste ab. Daß starker Wind an Kakaobäumen Gipfeldürre hervorrufen kann, haben auch Versuche in Peradeniya gezeigt. Whrights[5]) stellte in den Jahren 1903—1905 die Zahl der Kakaofrüchte je acre in Pflanzungen mit und ohne Windschutz fest und fand folgende Verhältnisse zwischen ohne

[1]) Böttner, Joh., Rauhe Winde. Prakt. Ratgeber im Obst- u. Gartenbau 1905, Nr. 8.

[2]) Gorke, H., Über chemische Vorgänge beim Erfrieren der Pflanzen. Landw. Vers.-Stat. LXV, 1907, 149.

[3]) Münch, Windschutz im Walde. Silva 1923, Nr. 1.

[4]) Faber, F. C. v., Die Krankheiten und Parasiten des Kakaobaumes. Arb. d. Biol. Reichsanstalt 7. Bd. 1910, 193.

[5]) Whrights, H., Theobroma, Cacao or Cocoa. Colombo 1907, 66.

und mit Windbrechern angebauten Pflanzen: 1903 = 1275 : 2463; 1904 = 2942 : 5268; 1905 = 4023 : 6430 Früchte je acre. Lüstner[1]) führt die sogenannte Mombacher Aprikosenkrankheit, die Bruck als Sonnenbrand auffaßt, auf den Einfluß des Windes zurück.[2]) Die Krankheit ist dadurch gekennzeichnet, daß die Blätter von der Spitze oder dem Rande her vertrocknen und abfallen. Daß dort, wo der Wind sich häufig zum Sturm steigert, Blätter zerfetzt werden oder teilweise vertrocknen und dürr an den Zweigen hängen bleiben, ist eine namentlich in Küstengegenden so häufige Erscheinung, daß hier nicht darauf einzugehen ist. Ebensowenig brauchen die Verletzungen weiter berührt zu werden, die bei der Reibung der vorstehenden Blattkanten[3]) an sich eben entfaltenden Blättern entstehen. Auch jugendliche Zweige leiden durch Reibung. Hierher gehört das Peitschen der Hopfenranken, wodurch die Hopfenkätzchen bisweilen notreif und rot werden.[4])

Was das Dürrwerden der Blattränder als Wind- oder Sturmbeschädigung anlangt, so ist, falls die auslösende Ursache, etwa ein durch seine Heftigkeit auffallender Sturm, nicht bekannt ist, zu beachten, daß manche andere Ursachen, z. B. Rauchvergiftungen durch Chlordämpfe, ähnliche, in ihrer Art aber doch von den Windschäden meist charakteristisch unterschiedene Erscheinungen hervorrufen können.

Nach Hansen[5]), der mit einem Wind erzeugenden Apparat arbeitete[6]), sind nur die trockenen, mehr oder weniger zusammenhängenden, sich bräunenden oder schwarz werdenden Saumlinien der Blätter als reine Windbeschädigung aufzufassen.

Aus seinen Versuchen ergab sich, daß das Vorbeiströmen der Luft die Austrocknungserscheinungen am stärksten hervorrufen kann. Bloßer Stoß des Windes auf eine an fester Wand wachsende Pflanze ist unschädlicher, unter Umständen sogar wirkungslos, weil die Wand den Windstrom sofort zurückwirft, und weil daher die Saugung keine Rolle zu spielen vermag.

Bei den Versuchen kam eine Tag und Nacht anhaltende Windstärke zwischen 1 und 2 der Beaufortschen Skala zur Anwendung. Tabakpflanzen zeigten an einzelnen Blättern bereits nach 24 Stunden leichte Bräunungen der Ränder, während der übrige Teil der Blattspreite völlig gesund blieb und keine Spur von Welken erkennen ließ. Ausgebildete Blätter litten früher als die jüngsten. Stets begann die Vertrocknung der Gewebe in der Nähe der dünnsten Randnerven. Das Mesophyll kollabierte, wurde aber nicht lufthaltig, sondern sah vielmehr durchsichtig „wie injiziert" aus. Der Zellinhalt war deformiert; die Chlorophyllkörner nicht mehr deutlich zu erkennen. In manchen Zellen zeigte das Protoplasma schwach bräunliche Körnchen. Die Leitbündel erwiesen sich stark gebräunt.

---

[1]) Lüstner, Berichte der Kgl. Lehranstalt zu Geisenheim am Rhein 1904. Berlin, Parey, 222.

[2]) Bruck, W. F., Beih. z. Bot. Centralbl. **XX**, Abt. 2, 74.

[3]) Caspary, Bot. Ztg. 1869, Sp. 201; Magnus, P., Verh. d. Bot. Ver. f. d. Prov. Brandenburg **XVII**, IX.

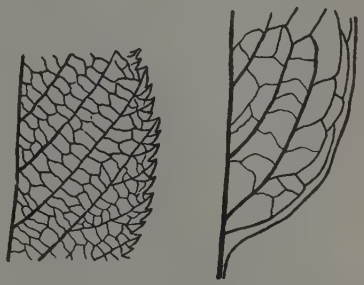
[4]) Beobachtungen über die Kultur des Hopfens. 1880. Hrsg. v. Dtsch. Hopfenbauverein.

[5]) Hansen, A., Experim. Untersuchungen über die Beschädigung der Blätter durch Wind. Flora **XCIII**, 1904, H. 1.

[6]) Hansen, Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. **XXII**, 1904, 371.

Die Grenze zwischen vertrocknetem und gesundem Gewebe war scharf und die Gefäßbündel unverfärbt. Hansen erklärt sich das Zustandekommen der Beschädigung in der Weise, „daß die dünnen Gefäßbündel durch den Luftstrom zuerst ihres Wassers beraubt und dadurch so verändert werden, daß sie das Wasser nicht mehr leiten. Dadurch vertrocknet an dieser Stelle das Mesophyll". Dies wäre also der sekundäre und das Absterben des Leitungsstranges der primäre Vorgang, während man bis jetzt wohl meist das Vertrocknen des Randparenchyms als direkte Wirkung aufgefaßt hat. Dazu sagt Hansen: „Wollte man annehmen, der Wind griffe das Mesophyll direkt an, dann wäre nicht zu verstehen, warum der Vertrocknungsprozeß nicht auch mitten auf der Lamina beginnen sollte."

Ähnliche Anschauungen vertritt Bruck[1]), welcher beobachtet hat, daß im allgemeinen nur diejenigen Blätter die Randbeschädigungen erleiden, „deren Sekundärnerven bis zum Rande verlaufen, sogenannte craspedodrome oder cheilodrome (randläufige) Blätter". Blätter von Gehölzen derselben Gegend, welche keine Beschädigung zeigten, hatten „mehr oder weniger camptodrome resp. brochiodrome Nervatur; diese verläuft bogenläufig oder schlingläufig, ohne im Blattrande zu endigen". In letzterer Anordnung der Nervatur sieht Bruck einen Schutz der Blätter vor Austrocknung durch Winde. Die Braunfärbung der Gefäßbündel ist der durch Frost hervorgerufenen sehr ähnlich.



Craspedodrome Nervatur. Camptodrome Nervatur.
Abb. 88. Nach Bruck.

Zang erblickt mit Scheit[2]) in dem sogenannten Transfusionsgewebe der Gefäßbündel eine Vorrichtung, welche durch ihren steten Wassergehalt die Existenz der Nadeln in anhaltend trockener Luft ermöglicht. Trotzdem darf natürlich eine gewisse Grenze nicht überschritten werden, und als Windbeschädigung gibt Zang ein Vergilben und Vertrocknen der Nadelspitzen an.

Nach Brenner[3]) werden einseitig mit Krüppelschuppen versehene Zapfen der Fichte durch die austrocknende Einwirkung von Sonne und Wind bedingt. Andere Krüppelzapfen können durch Nahrungsmangel entstehen.

Eine Reaktion des lebenden Inhalts pflanzlicher Zellen auf mechanischen Außendruck ist aus den Untersuchungen Pfeffers[4]) zu entnehmen, der das Bestehen eines „Druckreizes" nachwies. Im Pflanzenreiche ist die Fähigkeit zu einer Steigerung der osmotischen Energie in Reaktion auf mechanischen Außendruck vorhanden.

---

[1]) Bruck, W. F., Zur Frage der Windbeschädigungen an Blättern. Beih. z. Bot. Centralbl. **XX**, Abt. 2, 67—75.

[2]) Zang, W., Die Anatomie der Kiefernadel usw. Diss. Gießen 1904; Scheit, Die Tracheidensäume im Blattbündel der Koniferen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. **XVI**, 1883.

[3]) Brenner, M., Jakkagelser med afseende a de abnorma grankottarnas uppkomst Meddel, af Sec. Faun. Fl. Fenn. **XLIV**, 1917/18, 20—32.

[4]) Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen, vgl. Literaturnachweis bei Pfeffer, 304.

Zu den Funktionen lebender Zellen gehört eine immerwährende Regulierung des Turgeszenzgrades. — Die unaufhörlich wechselnden Außendrucke im Winde müssen demnach die Lebenstätigkeit der Zellen erregen. Die Empfindlichkeit lebender Zellen gegenüber ungewohnten mechanischen Einwirkungen wurde durch Noll[1]) besonders hervorgehoben. Der leichte Druck des Deckglases genügt häufig zur Abtötung der Zellen mikroskopischer Präparate, und behutsame Berührungen zarter Blätter, Früchte und Stengel können zu partiellem Absterben der Gewebe führen. Die weniger turgeszente Zelle erscheint gegen Druck empfindlicher als die prallgespannte.

In drei wichtigen Arbeiten sagt Bernbeck[2]) zusammenfassend über die physiologische Bedeutung des Windes:

Eine zusammenfassende Betrachtung der physiologischen Bedeutung des Windes für die Pflanzenwelt ergibt eine Fülle von mittel- und unmittelbaren Angriffen, denen auch die im Substrate verborgenen Teile der Pflanze ausgesetzt sind.

Der Wasserhaushalt wird maßgebend beeinflußt durch Austrocknung des Bodens, durch Verminderung der Tauniederschläge schon bei leichtem Winde, durch Hemmungen des Transpirationsstromes und durch Einwirkung auf die Transpiration.

Die Temperatur wird zumeist unter das Optimum gesenkt.

Die assimilierenden Organe kommen in ungünstigere Lichtlage.

Die Veränderung und Austrocknung des Wurzelbettes vollzieht sich hauptsächlich in den obersten Schichten. Daher sind tiefwurzelnde Gewächse widerstandsfähiger. — Pflanzen und Pflanzenvereine, welche ihren Wurzelraum durch dichte Überschirmung vor Wind schützen, sind im Vorteil: Blattrosetten, niederliegendes, dem Boden angeschmiegtes Gebüsch, Polster, Rasen, Wald.

Bei den direkten Angriffen des Windes auf die Pflanze ist das mechanische Kräfteverhältnis entscheidend. Deshalb ist eine Trennung von Wind, Sturm und Orkan nach ihren Wirkungen auf die Pflanzenwelt nicht berechtigt. Ein frischer Wind von 5—8 m/sec, welcher ausgewachsene und gefestigte Teile wenig beeinflußt, kann für weiche, in der großen Wachstumsperiode stehende Pflanzen die Bedeutung eines Sturmes haben. Für zartgebaute Pflanzen des Waldinnern und feuchtwarmer Täler wird starker Wind von 12—15 m/sec etwa zur selben Katastrophe, wie sie robustere durch Orkane von über 30 m/sec zu erleiden pflegen. Krassnoselskaja und Maximova haben die Wirkung von künstlichem Trockenwind auf Gerste und Hafer untersucht.[3]) Dabei zeigte sich die Windwirkung um so schädlicher und ertragssenkender, in je früheren Entwicklungsstufen die Pflanzen davon betroffen wurden. Die Pflanzen litten unter der

---

[1]) Noll, Experiment. Untersuchungen 1907.

[2]) Bernbeck, Osk., Wind und Pflanze. Tharandter Forstl. Jahrb. **LXXI**, 1920, 130—193. Die Wasserversorgung der Pflanzen im Winde; ders., Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landw. **XVIII**, 1920, 122—141; ders., Das Wachstum im Winde. Forstwiss. Centralbl. 1920, 27—40. 59—100.

[3]) Krassnoselskaja u. Maximova, Physiologische Analyse von Windbrand durch künstlichen Trockenwind. Bull. of appl. bot., of gen. and plant br. **25**, Nr. 3, 3—42, engl. Zus. Leningrad 1931/32.

Windwirkung um so mehr, je größer das Defizit an Bodenwasser war. Zuerst leiden die unteren Blätter (Bodendürre), dann die höheren und zuletzt die Infloreszenzen. Ist aber genug Bodenwasser vorhanden, so kann man beobachten, daß die Blätter das Wasser aufnehmen und die Infloreszenzen ohne Wasser bleiben und vertrocknen. Zumeist fanden sich während der Windwirkung die Spaltöffnungen geschlossen. Skorzoo[1]) stellte bei Versuchen mit Hafer, besonders wenn der Wassergehalt des Bodens gesenkt ist, Verringerung bis völliges Aufhören der Assimilationsfähigkeit der Blätter als Wirkung von künstlichem Trockenwind fest.

Rogenhofer[2]) beschreibt Sturmschäden in Österreich; die Blätter von Buschbohnen, Kleearten, Mohar und Mais, Zwetschgenbäumen und Ackerwinden vertrockneten zum Teil ganz. Ahornblätter zeigten vertrocknete Saumlinien; ähnliche Erscheinungen wiesen Zucker- und Runkelrübenblätter auf. Mais wurde großenteils in der Mitte abgebrochen, zwischen Korbweidenkulturen windgeschützt sich entwickelnder Mais blieb unbeschädigt.

E. Hiltner[3]) berichtet von Schäden, die eine von Landwirtschaftsrat Brunner, Würzburg, beobachtete Gewittersturmbahn am 29. April 1928 hervorrief. Bis dahin gesunde Zuckerrübenpflänzchen wurden auf einer 3 ha großen Fläche zu 90% vernichtet, und selbst Unkrautpflanzen, wie *Taraxacum officinale*, wiesen starke Blattschäden auf, wie sie typisch für „Winddürre" sind. Aber auch mechanische Verletzungen durch Anschlag von Erdteilchen und Sandkörnern waren nachweisbar. Besonders stark litt auch Roggen: seine Blattspitzen vertrockneten und auf den Blattflächen entstanden Flecken, die jenen, wie sie die Dörrfleckenkrankheit des Hafers hervorruft, auffallend ähnlich waren. Hiltner schreibt dazu: „Die Pflanze ist nicht in der Lage, den hohen und schnellen Wasserverlust rasch genug durch Wasseraufnahme aus dem Boden zu decken, Schwellenwerte der Salzkonzentration werden überschritten, und Dörrfleckenbildung tritt auf."

E. Hiltner mißt im Zusammenhang mit der von ihm aufgestellten „Theorie der Tauwirkung" (S. 401) dem tauverhindernden Einfluß des Windes große Wichtigkeit bei. Eine stark betaute Pflanze kann bei aufkommendem Wind — vor allem bei Föhn — in ganz kurzer Zeit, unter Umständen nach wenigen Minuten, völlig abgetrocknet sein. Je freier sie steht, desto schneller wird die Verdunstung sein und desto schwächere Winde werden genügen, um Tauwirkungen mehr oder weniger auszuschließen. Es erscheint nicht unwahrscheinlich, daß die Schwierigkeit, die seinerzeit vor allem durch die Venezianer und unter Napoleon niedergeschlagenen Wälder der dalmatinischen Küste wieder aufzuforsten, darin liegt, daß die Bäume unter den heutigen Verhältnissen nicht mehr wie vordem im notwendigen Maße die Möglichkeit haben, Wasser in flüssiger oder dampfförmiger Form durch ihre oberirdischen Organe aufzunehmen. Schimper

[1]) Skorzoo, S. S., Zur Frage der Wirkung von trockenen Winden auf die Assimilation der Pflanzen. Bull. of appl. bot., of gen. and pland br. **25**, Nr. 3, 45—68, engl. Zus. Leningrad 1930/31.

[2]) Rogenhofer, E., Schädigungen an Kulturpflanzen infolge Sturmwindes. Pflanzenbau, Pflanzenschutz, Pflanzenzucht **8**, 1932, 209.

[3]) Hiltner, E., Der Tau und seine Bedeutung für den Pflanzenbau. Wiss. Arch. f. Landw. Abt. A, 3. Bd., 1930, 65ff.

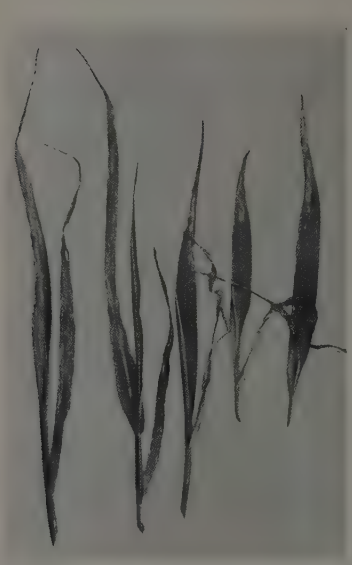


Abb. 89 u. 90. Roggenpflanze mit durch eine Sturmbahn hervorgerufenen Schäden. Original E. Hiltner.
An den Blättern zeigen sich dörrfleckenartige Erscheinungen als Folge der austrocknenden Windwirkung.

bezeichnet die waldlosen, subantarktischen Inseln, ebenso wie manche ähnlich trostlosen Gebiete unter den Wendekreisen als „Windwüsten".[1])

Ähnlich könnte man sicherlich viele Gebiete mit Waldwüstungen, wie manche Teile Griechenlands, die Kapverdischen Inseln und andere mit „Windwüsten" bezeichnen.

Mit den Wäldern hat man anscheinend einen wichtigen Schutz entfernt, den der Wald in seiner Ausdehnung sich selbst gab: den Schutz vor dem austrocknenden und tauverzehrenden Wind. Heute kann sich dort der Tau und eine höhere Luftfeuchtigkeit nur im Windschutz einer verhältnismäßig niederen Pflanzendecke halten. Die jungen, die geschützte Höhe überwachsenden Bäume aber beginnen an oberirdischem Wassermangel zu kränkeln und unter Trockenheit zu leiden.

Anhangsweise sei betont, daß der Wind eine große Rolle spielt als Verbreiter von Pilzsporen. So konnte Klebahn[2]) in Wattebäuschchen von 12 cm Durchmesser, die unter kleinen Schutzdächern den Sommer über im Freien aufgehängt waren, bis zu 31 000 Rostsporen nachweisen.

---

[1]) Schenk, Vergleichende Darstellung der Pflanzengeographie der subantarktischen Inseln, insbesondere der Kerguelen. Mit Einfügung hinterlassener Schriften A. F. W. Schimpers. Wissenschaftliche Ergebnisse der deutschen Tiefseeexpedition 1898/99, Jena 1905.

[2]) Klebahn, H., Die wirtswechselnden Rostpilze. Bornträger, Berlin 1904.

Die Bedeutung des Waldes für das „Pflanzenklima" seiner Umgebung

Aus den Ausführungen des vorigen Abschnittes geht hervor, daß dem Walde in seiner mehr oder minder regelmäßigen Verteilung über die weitere Landschaft eine nicht zu unterschätzende Bedeutung als Windschutz auch für benachbarte andere Pflanzenbestände, für Felder und Wiesen zukommt. So berichtet Fischer[1]), daß auf der im allgemeinen baumlosen Ebene des Marchfeldes jene Felder, die sich im Windschutz von Wäldern und Baumgruppen befinden, einen nach seinen Schätzungen bis zu 50% höheren Ertrag abwerfen als jene, dem Boden nach sogar zum Teil besseren Flächen, die aber des Windschutzes entbehren. Der Windschutz bedinge eine Herabsetzung der Verdunstung des Wassers, das auf dem Marchfelde im Minimum vorhanden sei. Zu ähnlichen Ergebnissen kommt Schaschkin[2]) in seiner Arbeit „Der Wald als ein Fruchtbarkeitsfaktor in der Steppe". Durch streckenweise Aufforstung schlechter Böden verspricht sich Fischer erhöhte Ernten in neugeschaffenen Windschutzgebieten. Daß der Wind die Erträge senkt, zeigen auch Versuche von Finnel[3]), der Kalendulapflanzen 60 Tage lang dem Einfluß eines elektrisch erzeugten Windstroms von etwa 6,7 m/sec aussetzte. Das Höhenwachstum blieb gegenüber windstill erzogenen Vergleichspflanzen sofort zurück, stärkere Verzweigung trat ein, die Haupttriebe zeigten Deformierungen, und die Reifezeit wurde verzögert. Der Trockensubstanzertrag sank auf die Hälfte, während sich der darauf bezogene Wasserbedarf verdoppelte. Über Senkungen des Körnerertrags von Gerste durch die austrocknende Wirkung des Windes berichtet Tedin.[4])

Nicht nur der Wald sondern auch kräftigere Hecken, Zwischenpflanzungen (vgl. S. 335) von Bäumen (z. B. Maulbeerbäume in Oberitalien) können sich als Windschutz geltend machen. So beruhen auch die Vorteile der in Nordwestdeutschland, z. B. in Schleswig-Holstein, weit verbreiteten sogenannten Knickwirtschaft vor allem auf dem Windschutz. Als „Knicke" bezeichnet man eine Einzäunungsart der Weiden durch Erdwälle, neben denen ein flacher Aushubgraben einherläuft. Die Dämme werden zunächst mit einem leichten Stacheldrahtzaun versehen und mit Sträuchern, die sich zu Hecken verwachsen, bepflanzt. Da diese Hecken Schutz gegen austrocknende und kalte Winde gewähren und dadurch auch die Taubildung begünstigen, können nach Falke[5]) „auf Weiden mit Knickeinzäunung wertvolle Grasarten, die Feuchtigkeit lieben, auch dort noch geeignete Daseinsbedingungen finden, wo sie sonst nicht mehr gut fortzukommen vermögen". Nach Falke eignen sich zur Bepflanzung der Erdwälle besonders Hainbuche,

[1]) Fischer, Beobachtungen über den Einfluß des Windschutzes auf den Ertrag der Felder. Wiener Landw. Ztg. **81**, 1931, 43.

[2]) Schaschkin, M., Der Wald als ein Fruchtbarkeitsfaktor in der Steppe. U. S. S. R. Volkskommissariat f. Landw., Landw. Versuchswesen. Charkow 1927, 2, 39.

[3]) Finnel, H. H., Wirkung von Wind auf das Pflanzenwachstum. Journ. of the Americ. Soc. of Agron. 20, 1928, 1206.

[4]) Tedin, H., Om kornets borsfälling stormdagarne d. 3 och 4 augusti och densammas inverkan pa körnafkastningen. Sverig. Utsädesf. Tidskr. **XXVI**, 1916, 295ff.

[5]) Falke, Dauerweiden. 3. Aufl. Hannover 1920, 236ff.

Weißdorn, Haselnuß, Holunder, schottische Zaunrose, Stechpalme und amerikanische Brombeere; in gewissen Abständen können auch Eichen, Rüstern, Kastanien, Linden, Fichten usw. gepflanzt werden, während solche Sträucher zu vermeiden sind, deren Wurzeln in zu weitem Umkreis der Grasnarbe das Wasser entziehen würden. Daß durch derartige Hecken auch die Ansiedlung insektenfressender Vögel unterstützt wird, sei nur nebenbei erwähnt. Hiltner[1]) mißt der Beachtung der Windschutzfrage in solchen Trockengebieten, die, wie manche Gegenden an den Südküsten des Mittelmeeres, dem Pflanzenbau neu oder doch in höherem Maße als bisher erschlossen werden sollen, besondere Bedeutung bei.

Der Wald beeinflußt aber den Wasserhaushalt der Kulturpflanzen nicht nur durch seine Windschutzwirkung, die auch im Winter durch Verhinderung des Abwehens der Schneedecken bedeutungsvoll ist, sondern er beeinflußt auch den Klimacharakter unmittelbar. Er hält in seiner Gesamtheit die Schmelzwässer des Frühjahrs und hohe Niederschläge zum großen Teil fest und schafft einen Ausgleich über das ganze Jahr. Ein schönes Beispiel bietet das Veltlin.[2]) Als in diesem 140 km langen Tale zur Regierungszeit Napoleons jene Straße gebaut wurde, die dann durch die Österreicher ihre Fortsetzung über das Stilfserjoch fand, setzte eine außerordentliche Lichtung der waldreichen Talhänge ein. Die unerwartete Folge der Entwaldung waren bis dahin nach Ausmaß und nach Häufigkeit unbekannte Hochwässer des Comosees, den die aus dem Veltlin kommende Adda speist. Das Pflanzenklima des Veltlins aber wurde etwas trockener. Der Wald wirkt in vieler Beziehung ähnlich wie größere Wasserflächen: Durch die reichliche Verdunstung seiner großen Blattmassen wird Verdunstungskälte erzeugt. Dadurch werden die Temperaturmaxima des Sommers etwas gesenkt und die relative Luftfeuchtigkeit erhöht. Man kann also sagen, daß der Wald das Klima seiner Umgebung in Richtung des ozeanischen Klimacharakters verschieben kann. Allerdings fehlen uns alle Unterlagen, um sagen zu können, wie weit die diesbezüglichen Fernwirkungen des Waldes über die nächste Umgebung hinausreichen. Über das Eigenklima des Waldes liegen zahlreiche Untersuchungen vor[3]), während seine Fernwirkung noch als unerforscht gelten muß.

Für die Pathologie der Kulturpflanzen, insbesondere jene ihres Wasserhaushaltes, sind aber gerade diese Fragen von oft großer Bedeutung.

---

[1]) Hiltner, E., Der Tau und seine Bedeutung für den Wasserhaushalt der Kulturpflanzen. Prakt. Bl. f. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz VIII, H. 10, 1931, 223.

[2]) Vgl. Hiltner, E., Alpenklima, Alpensommer und Pflanzenleben. Jahrb. z. Schutze der Alpenpflanzen 2, 1930.

[3]) Vgl. Geiger, R., Das Klima der bodennahen Luftschicht. Braunschweig 1927.

Dritter Abschnitt

Kälte und Hitze als Todesursache der Pflanze und als Ursache von Pflanzenkrankheiten

Von

Dr. Hans Wartenberg

Biologische Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Berlin-Dahlem

I. Einleitung. — II. Das Vorkommen von Kälte und Hitze als ökologische Grenzfaktoren. — III. Der Kältetod der Pflanzenzelle. Geschichtliches. Probleme. Rückblick und Ausblick über die Kältetodforschung. — **IV. Die mechanischen Kältewirkungen.** Mechanische Kältewirkungen an krautigen Pflanzenteilen, am Holzkörper und an der Rinde, und indirekte mechanische Kältewirkungen. — **V. Kälteschäden. — VI. Der Hitzetod der Pflanzenzelle.** Die Bedingungen des Hitzetodes. Über die Mechanik und die eigentliche Todesursache beim Hitzetod der Pflanzenzelle — **VII. Hitzeschäden.**

Einleitung

Die Leistungen des Stoff-, Energie- und Formwechsels der Pflanzen ändern sich mit der Temperatur. In den Temperaturgraden, die wir als Kälte und Hitze bezeichnen, sind die Leistungen minimal. Hierbei können die bei optimalen Temperaturen harmonisch abgestimmten Teilfunktionen des pflanzlichen Getriebes in ein disharmonisches Verhältnis geraten, was Erscheinungen zur Folge hat, die in einem anderen Teil dieses Handbuches als Krankheiten beschrieben sind, welche durch Wärmemangel oder Wärmeüberschuß hervorgerufen werden (S. 371 u. 387).

Das Temperaturbedürfnis jeder Pflanze liegt innerhalb eines Temperaturintervalles, dessen Kardinalpunkte[1]) als Temperaturminimum, Temperaturoptimum und Temperaturmaximum bezeichnet werden. Das Temperaturoptimum ist ein Temperaturgrad, bei dem das Wachstum die größte Leistung aufzuweisen hat. Abweichungen vom Temperaturoptimum geben eine geringere Leistung. Ist bei der Abweichung nach der Minusseite die praktisch nicht mehr feststellbare Leistung, d. h. Null, erreicht, so ist der Temperaturgrad als Temperaturminimum zu bezeichnen. Entsprechend wird der Temperaturgrad, bei dem mit einer Abweichung nach der Plusseite die Leistung Null erreicht ist, Temperaturmaximum genannt.

Teilfunktionen der Pflanze können mit ihren Kardinalpunkten verschiedene Intervalle der Temperaturskala einnehmen.[2]) Teilfunktionen in diesem Sinne sind einesteils die verschiedenen Stadien im Vegetationskreislauf: das Keimen, das Wachstum bis zur Blüte, das Blühen, die Befruchtung, das Reifungswachstum, das Reifen selbst, die von diesen Normen abwegigen Stadien, wie periodische Ruhezustände der Pflanze, die Entwicklung der Organe vegetativer Vermehrung und Ruhezustände derselben. Mit jahreszeitlichem Temperaturwechsel kann jede dieser Teilfunktionen die ihr zusagenden Bedingungen finden, oder mit anderen Worten, die Pflanze hat die Möglichkeit, mit den verschiedenen Stadien ihres Vegetationskreislaufes dem jahreszeitlichen Temperaturwechsel angepaßt zu sein.

[1]) Sachs, Pfeffer, siehe Benecke-Jost, Pflanzenphysiologie Bd. 2.

[2]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. 2, S. 78.

Andernteils sind als Teilfunktionen im kleinen und kleinsten Zeitabschnitte die parallellaufenden verschiedenen Funktionen des Energie- und Stoffwechsels anzusehen. Auch von diesen kann jede ihr spezifisches Temperaturintervall haben, das sich von denen anderer Funktionen unterscheidet. Hiermit ist die Möglichkeit gegeben, daß bei einem Temperaturgrad eine Funktion im Minimum oder Maximum ist und eine andere sich in ihrem eigenen Intervalle auf einer Stelle befindet, die eine Leistung ermöglicht.[1]) Solche Zustände können zu Abweichungen von der normalen Entwicklung der Pflanze führen und als Krankheit in Erscheinung treten oder pathogene Ursachen sein.

Es ist nicht anzunehmen, daß die größte Leistung einer Teilfunktion auch die günstigste für das Leben der Pflanze sei. Ein Temperaturgrad, dessen Wirkung eine verminderte Leistung einer Teilfunktion sein kann, aber im Gesamtgetriebe der Pflanze eine harmonische Leistung bewirkt, vertritt das eigentliche Optimum des Temperaturbedürfnisses, das ökologische Optimum. Er wird, auf die spezifische Leistungskurve jeder Teilfunktion bezogen, das harmonische Optimum genannt.[2])

Der Zustand der Pflanze innerhalb des von den oben charakterisierten Kardinalpunkten begrenzten Temperaturintervalles wird als Thermotonus bezeichnet.[3]) Außerhalb der Temperaturgrenzen ist die Lebenstätigkeit äußerst gering, d. h. praktisch nicht mehr festzustellen. Dieser Zustand wird im supramaximalen Temperaturgebiet Wärmestarre und im inframinimalen Kältestarre genannt. Diese Bezeichnungen wurden ursprünglich von Sachs 1863[4]) für den Verlust des Vermögens der Reizreaktion reizbarer Pflanzenorgane, den solche bei extrem hohen und tiefen Temperaturen erleiden, eingeführt. Neuerdings identifiziert Liesegang[5]) die Sachssche „vorübergehende Wärmestarre" mit der reversiblen Koagulation des Protoplasmas. Es dürfte notwendig sein, für das Letztere einen neuen Terminus zu suchen, denn es ist nicht bekannt, ob die Wärmestarre oder die Kältestarre unter allen Umständen von solchen tief in das Leben der Pflanzenzelle eingreifenden Veränderungen des Protoplasmas begleitet ist. Schon die der Kältestarre entsprechende Bezeichnung Wärmestarre gibt auch zu erkennen, daß mit dem Ausdruck „Kältestarre" nicht die Eisbildung in der Pflanze gemeint ist.

Das Einwandern einer Pflanzenart oder -varietät in eine Landschaft ist nur möglich, wenn die Pflanze in dieser die Befriedigung ihres Temperaturbedürfnisses findet. Da aber an jedem Ort der Erde Temperaturschwankungen vorkommen, die mit ihren Extremen über das Minimum und Maximum des Temperaturbedürfnisses hinausreichen, ist die Einwanderung oder Anbaufähigkeit einer Pflanze auch davon abhängig, ob sie die inframinimalen und supramaximalen Temperaturgrade erträgt oder gegen diese geschützt ist.[6]) Es ist also für die Temperaturabhängigkeit einer Pflanze nicht allein ihr Temperaturbedürfnis, sondern auch ihre Temperaturerträglichkeit als Eigenschaft zu beurteilen. Im Gegensatz zu der Frage nach dem Temperaturbedürfnis der Wachstumsvorgänge und den Folgen der Nichtbefriedigung desselben haben wir also hier die Temperaturabhängigkeit der Beständigkeit des chemisch-physikalischen Systemes der Zelle und der Gewebstextur besonders zu behandeln.

---

[1]) Sachs, Pflanzenphysiologie 1882.

[2]) Schimper, Pflanzengeographie 1898, 50.

[3]) Benecke-Jost, Pflanzenphysiologie Bd. 2, 1924.

[4]) Sachs, J., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 1882, 725.

[5]) Liesegang, Biologische Kolloidchemie. Wissensch. Forschungsber. Naturw. Reihe Bd. 20, 1928, 20.

[6]) Der Anbau von Kulturpflanzen ist selbstverständlich in viel größeren Arealen möglich als die Pflanze selbsttätig als „Wildpflanze" einnehmen würde. Hierbei spielt der Mensch als Schutz eine Rolle, soweit er die Pflanze zu schützen weiß.

Das Vorkommen von Kälte und Hitze als ökologische Grenzfaktoren

Wann und wo sind die extremen Temperaturschwankungen zu erwarten, gegen die unsere Pflanzenwelt zur Erhaltung des Lebens Resistenz beweisen muß, und aus welchen Gründen kommen sie zustande?

Im Wärmehaushalt der Erde spielen zwei gegeneinanderwirkende Faktoren die Rollen mittlerer Allgemeinheit. Die beiden Faktoren sind die solare Wärmeeinstrahlung und die Wärmeausstrahlung der Erde. Die Menge der an einem Orte der Erde einstrahlenden Wärme ist vom Einfallswinkel der Sonnenstrahlen abhängig. Dieser ist als Folge der Form und der Bewegung der Erde in verschiedenen Zeiten und an verschiedenen Orten ungleich, wodurch eine ungleiche Erwärmung der Erdoberfläche zustande kommt. Die mögliche Wärmeausstrahlung ist dagegen in diesem Sinne an allen Orten der Erde und zu allen Zeiten gleich groß. Die Differenz zwischen der Wärmeeinstrahlung und der Wärmeausstrahlung bewirkt das „solare" oder „mathematische" Klima.[1]) In den ungleichen mittleren Temperaturen der Breiten und in den jahreszeitlichen Durchschnittstemperaturen kommt das solare Klima zum Ausdruck.

Die verschiedene Erwärmung der Luft über der Erdoberfläche hat Differenzen und Schwankungen in der Dichte der Luftmasse zur Folge, wodurch diese und mit ihnen die Wärmemengen in Bewegung gesetzt werden. Ferner sind die Erdrotation, ungleiche Funktionen von Festland und Wasserflächen im Wärmehaushalt der Erde, Bewölkung als Hemmnis gegen die Wärmeausstrahlung und einer Reihe anderer Faktoren an der Verschiebung der Klimazonen gegenüber dem theoretischen solaren Klima beteiligt. Örtliche Unterschiede der Bodengestaltung, das Vorhandensein oder der Abstand von größeren Wasserflächen und die Höhe über dem Meeresspiegel vervielfältigen die Konstellationsmöglichkeiten der klimatischen Faktoren, so daß mehr oder weniger große, räumlich umgrenzte Gebiete eine diesen örtlichen Klimaten eigentümliche Schwankung der Wärmebilanz haben. Noch mehr als der Klimatologe muß der Pflanzenökologe das Klimamosaik unterteilen. Für ihn sind die klimatischen Verhältnisse des kleinen Raumes, des Standortes der Pflanze, das Mikroklima maßgebend.[2]) Für sein Urteil zählen außer den Klimafaktoren des Klimatologen auch die Beschattung einer Pflanze durch eine andere oder die winterliche Schneedecke über der Pflanze u. dgl. mehr als Klimabildner.

So verschieden die Charaktere der Klimate sind, so verschiedene Anforderungen stellen sie auch an die Temperaturerträglichkeit der Pflanzen. Im Tropenklima mit seiner Regelmäßigkeit in der Wiederkehr der periodischen Witterung[3]) treten die unregelmäßigen Erscheinungen zurück. Die Stadien des Vegetationskreislaufes werden nicht durch die Temperaturschwankungen, sondern durch Regen- und Trockenzeiten bestimmt. Letztere sind die unserem nördlichen Winter entsprechenden Ruhezeiten, in der die Pflanzen neben der Dürreresistenz wegen der ungehinderten Bestrahlung auch eine Hitzeresistenz beweisen müssen. An der Grenze des Tropengebietes sind die täglichen Temperaturschwankungen erheblich. Die Hitze des Tages kann größer sein als in den eigentlichen Tropen, und nachts nähert sich die Temperatur dem Nullpunkte oder überschreitet ihn.[4]) Hier erfordert das Pflanzenleben eine Resistenz gegen Hitze und gegen Kälte, die sich die Pflanze nicht durch den Übergang in ein anderes Vegetationsstadium aneignen kann. Im Gegensatz zu den Verhältnissen im Tropen-

[1]) Hettner, Die Klimate der Erde. Geographische Schriften. Berlin 1930.
[2]) Geiger, Das Klima der bodennahen Luftschicht. Braunschweig 1927.
[3]) Hann, Handbuch der Klimatologie Bd. 2. Stuttgart 1897.
[4]) Hann, s. [3]).

klima ist die Vegetationsruhe am Rande der Polarregionen in einer Zeit äußerst geringer solarer Wärmeeinstrahlung und meist ungehinderter Wärmeausstrahlung. Hier hat die Pflanzenwelt eine außerordentliche Kälteresistenz zu beweisen. In den Zonen gemäßigten Klimas, die teils mehr oder weniger den tropischen oder subpolaren Verhältnissen ähneln, sind die Pflanzen den klimatischen Temperaturschwankungen, d. h. „dem mittleren normalen Verlauf der Witterungserscheinungen“[1]) durch die verschiedene Temperaturerträglichkeit der sich abwechselnden Vegetationsstadien oder durch Resistenzänderungen angepaßt. In diesen geographischen Breiten spielt aber die Unregelmäßigkeit der Witterung eine Rolle als ökologischer Grenzfaktor. Das Einströmen polarer Luftmassen bringt außergewöhnlich harte Winter. Unvermittelt können im Sommer nach Tagen mit normalem Witterungscharakter Zeiten mit ungewöhnlicher Hitze eintreten. Im Frühling, nach dem Erwachen der Vegetation, können bei geringer Luftfeuchtigkeit nachts größere Wärmemengen ausgestrahlt werden als tagsüber die Sonne einzustrahlen vermag, so daß die Nachttemperatur bis weit unter den Gefrierpunkt des Wassers fällt. Solche Spätfröste sind fast bis Mitsommer zu erwarten. Eben solche außergewöhnlichen Verhältnisse können im Herbst als Frühfröste die Vegetation zu einem plötzlichen Abschluß bringen oder schädigen, wenn die Pflanze noch nicht „reif“ zur Winterruhe war.

Der Kältetod der Pflanzenzellen

1. Die ältesten Ansichten bis Göppert, dem Anfang der Experimentalforschung

In der ältesten Arbeit von Göppert[2]) sind Angaben über die frühesten in der Literatur beschriebenen Beobachtungen über den Kältetod und die Kälteschäden der Pflanzen zu finden. Bis zum Anfang des 19. Jahrhunderts herrschte die Ansicht, wie sie von du Hamel (1758) und von Sennebier (1800) vertreten wurde. Nach ihnen sprengt das beim Gefrieren sich ausdehnende Eis die Zellen und Gewebe, und die mehr oder minder große Resistenz gegen Kälte ist auf verschiedene Festigkeit der Gewebe zurückzuführen. Die ursprünglich von den an Holzgewächsen beobachteten Erscheinungen abgeleiteten Ansichten über Gewebesprengungen und -zerklüftungen wurden später auch für die krautigen Gewächse übernommen. Bemerkenswert ist in der ältesten Literatur eine Ausnahme. Schultz[3]) führte den Kältetod darauf zurück, daß durch das Gefrieren „die Bewegung des inneren Lebenssaftes“ sistiert wird, und „der Saft durch Gerinnung“ abstirbt.

Nach einigen Schriftstellern aus dieser Zeit soll eigene Atmungswärme die Pflanzen vor dem Gefrieren und zu starker Abkühlung schützen, und die resistenten Pflanzen sollen sich durch starke Atmungstätigkeit auszeichnen. Göppert verwarf diese Ansicht und glaubte nachzuweisen, daß Pflanzen keine Eigenwärme zu erzeugen vermögen (1830). Diese Behauptung mußte er nach einigen Jahren (1832) revidieren. In neuerer Zeit fand die Wärmepro-

[1]) Hann, s. S. 477.

[2]) Göppert, Über die Wärmeentwicklung in den Pflanzen, deren Gefrieren und die Schutzmittel gegen dasselbe. Breslau 1830.

[3]) Schultz, C. H., Die Natur der lebenden Pflanze. Berlin 1823.

duktion der Pflanze einwandfreie Bestätigung.[1]) Als Schutz gegen starke Abkühlung und Kälteschäden wird sie aber nur in seltenen Ausnahmefällen, wie bei den Blüten von Araceen, die erhebliche Wärmemengen produzieren, in Betracht kommen. Der Baumannschen Vorstellung[2]), daß durch Düngungsmaßnahmen die Atmungstätigkeit und damit die Kälteresistenz der Kartoffelpflanze gefördert werden könne, ist keine Bedeutung beizumessen. Sie fußt nicht auf einer Kenntnis der für den Frostschutz notwendigen Wärmemengen.

In den Göppertschen Anschauungen[3]) über den Kältetod war die Idee der „Lebenskraft" vorherrschend. Bei inframinimalen Temperaturen und beim Gefrieren versiegt die Lebenskraft und alle Veränderungen beim Kältetod der Zelle sind postmortal, sind vom Leben und Sterben unabhängige Prozesse. Eine gefrorene Pflanze braucht nicht erfroren zu sein; erst wenn die Pflanze in der Eisstarre eine Temperatur erreicht, bei der die Lebenskraft versiegt, dann tritt der Tod ein. Durch ein halbes Jahrhundert hindurch zieht dieser Gedanke durch die vielen Abhandlungen eines Meisters des Beobachtens, dessen Aufzeichnungen über den Kältetod der Pflanzen auch heute noch wertvolle Fundgruben sind. Der Neuzeit machte er nur insofern eine Konzession, als er in seiner letzten umfassenden Schrift[4]) „außer der immateriellen, im Wesen der Pflanzen oder in ihrer Individualität liegenden Ursache" auch eine „sehr materielle, bei mikroskopischer Betrachtung sichtbare Todesursache" erkannte.

Für die weitere Entwicklung der Kenntnisse über den Kältetod der Pflanzen war seine Feststellung, daß die Zelle beim Gefrieren nicht gesprengt wird, von Bedeutung. Solches hatte vor ihm du Petit-Thouars (1817)[5]) schon behauptet, und später wurden die eingehenderen Göppertschen Beobachtungen von Treviranus[6]), Kölges[7]), Meyen[8]), Caspary[9]), Sachs[10]) und Nägeli[11]) bestätigt. Mit den Arbeiten von Sachs[12]) kam in die Erörterungen über den Kältetod eine betonte Unterscheidung eines Kältetodes als Folge der Eisbildung in der Pflanze und eines Kältetodes als Folge der Störung physiologischer Funktionen durch niedere Temperaturen.

---

[1]) Literatur siehe Benecke-Jost, Pflanzenphysiologie Bd. 1, 1924, 417.

[2]) Arb. d. Deutsch. Landw. Ges. H. 67, 1902, S. 10.

[3]) Göppert, s. S. 478.

[4]) Göppert, Dr. H. R., Über das Gefrieren, Erfrieren der Pflanzen und Schutzmittel dagegen. Stuttgart 1883.

[5]) Zit. nach Caspary, R., Auffallende Eisbildung auf Pflanzen. Bot. Zeitg. 1854. 38., 39. u. 40. Stck.

[6]) Treviranus, Physiologie Bd. 2.

[7]) Kölges, Handbuch der Deutschen Weinkultur 1837.

[8]) Meyen, Pflanzenpathologie 1841.

[9]) Caspary, s. [5]).

[10]) Sachs, J., Bericht über die physiologische Tätigkeit an der Versuchsstation Tharandt. III. Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. Die landw. Versuchsstationen 1860, Bd. 2, S. 167; ders., Krystallbildungen beim Gefrieren und Veränderungen der Zellhäute beim Auftauen saftiger Pflanzenteile. Bericht der mathematischen physikalischen Klasse der Königl. Sächsisch. Gesellsch. d. Wissensch. 1860; siehe auch: Gesammelte Abhandlungen 1, 1892, 3.

[11]) Nägeli, Über die Wirkung des Frostes auf die Pflanzenzellen. Bericht d. mathem.-phys. Klasse d. Münchener Akad. 1861, 264.

[12]) Sachs, s. [10]).

2. Stirbt die Pflanze beim Gefrieren oder beim Auftauen? Das Sachssche Phänomen

Sachs[1]) unterteilte die Wirkung der Eisbildung in der Pflanze in „Beschädigung oder Tötung auf mechanischer Art ... durch die Ausdehnung des Eises im Moment seines Erstarrens" und „gänzliche Tötdung oder lokale Zerstörung der Pflanzensubstanz durch das Aufthauen, nachdem sie gefroren war." Die zweite genannte Wirkung bezeichnete er als das „Erfrieren im gewöhnlichen Sinne" und äußerte sich im Hauptteil seiner Arbeit[2]) vorherrschend dahin, daß die Pflanze nicht beim eigentlichen Gefrieren, sondern beim nachfolgenden Auftauen getötet wird, wobei ein schnelles Auftauen tötlich wirkt und ein langsames Auftauen vor dem Tode schützen kann. Die Ursache sah er in einer nach dem Gefrieren und Auftauen erhöhten Durchlässigkeit der Zellwände.[3]) Diese „erlaubt den verschiedenen Inhaltsstoffen sich zu mengen und so werden chemische Prozesse herbeigeführt, welche eine Zersetzung der Gewebestoffe erzeugen können". Am Schlusse der zitierten Arbeit und auch später in seinem Lehrbuch[4]) ließ er es offen, „ob ein Pflanzengewebe durch die bloße Tatsache, daß sein Zellwasser zu Eiskrystallen erstarrt, schon getödtet werden könne".

Im Gegensatz zu Sachs glaubte Nägeli[5]) aus seinen Beobachtungen schließen zu können, daß eine Pflanze durch die Eisbildung den Tod erleidet. Ferner sei es gleichgültig, „ob das Gefrieren bei gelinderer oder strenger Kälte erfolge, ob es längere Zeit andauere oder nicht". Nach Nägeli soll es auch gleichgültig sein, wie lange und bei welcher Temperatur eine gefrorene Pflanze im Erstarrungszustand verharrt; erträgt sie die Eisbildung, dann wird sie auch nicht geschädigt.

Mit Berechtigung hat die spätere Kritik der Sachsschen Kältetodtheorie in der Literatur einen großen Raum eingenommen; denn die Frage, ob die Pflanzen beim Gefrieren oder erst beim Auftauen sterben und ob die gefrorene Pflanze durch langsames Auftauen vor dem Tode gerettet werden kann, hat enorme praktische Bedeutung. Göppert[6]) hatte sich schon viele Jahre vor Sachs und auch später mit dieser Frage beschäftigt, „erhielt aber stets negative, die Sachsschen Erfahrungen keineswegs bestätigende Resultate". Eine der Göppertschen Beweisführungen soll hier kurz geschildert werden, weil sie in der Kältetodforschung klassische Bedeutung bekommen hat.[7])

Die milchweißen Blütenblätter einiger Orchideen enthalten das Glykosid Indican. Zerstört man die Blütenblätter durch Zerreiben, dann entsteht augenblicklich Indigblau. Indican wird durch Fermentwirkung oder durch verdünnte Mineralsäure in Indigblau und Indiglucin gespalten.[8]) Offenbar enthalten die Blütenblätter das Indican und das Ferment in verschiedenen Zellen protoplasmatisch isoliert, und erst beim Zerstören der Zellen kann die Reaktion

---

[1]) Sachs, s. S. 479. 1860.
[2]) Sachs, s. S. 479. 1860.
[3]) Worunter im Sachsschen Sinne, s. S. 479. 1860, auch der Protoplast zu verstehen ist.
[4]) Sachs, J., Lehrbuch für Botaniker. 4. Aufl. 1874, 702.
[5]) Nägeli, s. S. 479. 1861.
[6]) Göppert, s. S. 479. 1883, 27.
[7]) Göppert, H. R., Wann stirbt die durch Frost getötdete Pflanze, zur Zeit des Gefrierens oder im Moment des Aufthauens. Bot. Zeitg. **29**, 1871, 399; ders., Über Einwirkung niedriger Temperatur auf die Vegetation. Gartenflora, hrsg. von Regel, **29**, 1880, 11.
[8]) Molisch, H., in Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreiches, Leipzig 1900.

ablaufen. Göppert[1]) ließ solche Blüten gefrieren und beobachtete, daß die Blaufärbung schon während des Gefrierens eintrat. Er zog daraus den Schluß, daß das Erfrieren, d. h. der Tod, nicht erst durch das Auftauen herbeigeführt wird. Diese Beobachtungen wurden von Müller-Thurgau[2]) und Kunisch[3]) bestätigt. Ähnliche Versuche machte Detmer[4]) mit *Begonia manicata*, deren Blätter beim Eintritt des Todes mißfarbig werden, und Molisch[5]) mit *Nitophyllum punctatum*, einer Rotalge, die beim Absterben ihre ursprünglich karminrote in eine orangerote Farbe umbildet. Besonders interessant sind die Untersuchungen von Molisch[6]) mit *Ageratum mexicanum*, einer Komposite, die während des Gefrierens beim Erfrieren Cumarin entwickelt. Prillieux[7]) bezweifelte die Richtigkeit der Göppertschen Beobachtungen, wurde aber durch die oben angeführten Forscher widerlegt. Sachs[8]) machte ohne nähere Angabe die Einwendung, Göpperts Versuche ließen sich auch anders erklären, und Thiel[9]) bemerkte, daß die Farbänderung keinen Rückschluß auf den Zeitpunkt des Todes zuließe. Nach Molischs[10]) Untersuchungen über den Indigofarbstoff darf es aber als feststehend gelten, daß die Farbänderung in einer lebenden Zelle nicht stattfinden kann.

In neuester Zeit fand Heilbronn[11]), daß der kälteempfindliche Farn *Polypodium aureum*, wenn er nach einer Kälteexposition in Zimmertemperatur zurückversetzt wird, lebhaft Blausäure entwickelt.[12]) Dasselbe geschieht, wenn Teile des Farnes mechanisch zerstört werden. Gleichzeitig stellte Heilbronn fest, daß die Lorbeerkirsche *(Prunus laurocerasus)* eine Temperatur von — 17° C ohne Schaden erträgt und nach dem Auftauen auch keine Blausäure entwickelt, obwohl solches bei nachfolgender mechanischer Zerstörung oder Tötung durch Hitze nachzuweisen ist.[13]) Heilbronn hat nichts vermerkt, ob der Farn nach der relativ kurzen Kälteexposition von 5 Minuten auch gefroren und ob schon während der Kälteeinwirkung die Blausäure bemerkbar war.

Diese Beobachtungen sind zwar im Gegensatz zu Sachs[14]) und Thiel[15]) Beweise dafür, daß der Tod nicht im Moment des Auftauens eintritt. Man kann die Erscheinungen aber auch nicht als eine Folge des eintretenden Todes nachweisen. Denn es ist immer noch die Möglichkeit offen, daß bei kälteempfindlichen Pflanzen

---

[1]) Göppert, s. S. 480. 1880.

[2]) Müller-Thurgau, H., Über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen. Landw. Jahrb. Bd. 9, 1880, 133; Bd. 15, 1886, 453.

[3]) Kunisch, H., Über die tödliche Einwirkung niederer Temperaturen auf die Pflanzen. Inaug.-Diss. Breslau 1880.

[4]) Detmer, W., Über Zerstörung der Molekularstruktur des Protoplasmas der Pflanzenzellen. Bot. Zeitg. 1886, 520.

[5]) Molisch, H., Untersuchungen über das Erfrieren von Pflanzen. Jena 1897, 39.

[6]) Molisch, s. [5]). 1897, 41.

[7]) Prillieux, Coloration en bleu des fleures de quelques orchidées sous l'influence de la gelée. Bull. d. l. soc. bot. d. France. T. 19, p. 152, Paris 1872.

[8]) Sachs, s. S. 480. 1874, 702.

[9]) Thiel, H., Landw. Zeitg. f. Westf. u. Lippe 1872, 341.

[10]) Zit. nach Molisch, s. [5]). 1897, 36.

[11]) Heilbronn, A., Über Blausäureentwicklung der Farne. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 47, 1929, 230.

[12]) Göppert erwähnte 1875, Bot. Zeitg. 33, 1875, 612, einen der gesamten Farnfamilie eigentümlichen Krautgeruch, der sich auch bei getrockneten, einst erfrorenen noch jahrelang in ungewöhnlicher Intensität hält.

[13]) Flückiger beobachtete an effektiv erfrorenen Kirschlorbeerblättern, daß diese keine Blausäure entwickelten, während dagegen nichterfrorene Blätter, die aber mit Eis bedeckt waren, beim Destillieren mit Wasser Blausäure lieferten. Flückiger, The effect of intense cold on cherrylaurel. Pharm. Transact. 1880, S. 749; vgl. Bot. Zentralbl. 1880, 887. — Bei künstlich erfrorenen Süßkirschenzweigen fand Sorauer ausgesprochenen Bittermandelgeruch. Sorauer Handbuch f. Pflanzenkrankh. Bd. 1, 4. Aufl., S. 562.

[14]) Sachs, s. S. 480. 1874.

[15]) Thiel, s. [9]). 1872.

als zunächst nicht letal wirkende Folge tiefer Temperaturen der Protoplast für die beteiligten Stoffe permeabel wird, und nach dem Ablauf der Reaktion das Reaktionsprodukt als Todesursache wirksam ist.

Gegen die Sachssche Kältetodtheorie wurde von einer Reihe von Forschern auch auf Grund anderer Untersuchungen Stellung genommen. Die eingehenden Versuche von Müller-Thurgau[1]) brachten nicht allein viele Gegenbeweise, sondern auch den Nachweis, daß Sachs die physikalischen Voraussetzungen seiner Versuche falsch beurteilt hatte.

Sachs ließ Pflanzenteile in gefrierendem Wasser einfrieren und wieder mit dem Eis langsam auftauen. Da so behandelte Pflanzenteile im Gegensatz zu solchen, die er in kalter Luft gefrieren und in warmer Luft auftauen ließ, nicht getötet wurden, zog er den Schluß, daß das langsame Auftauen vor dem Tode schützt. Müller-Thurgau fand bei der Wiederholung der Versuche, daß die Pflanzenteile in dem Eisklumpen nicht gefrieren, was auch von Molisch bestätigt wurde.[2]) Diese Feststellung ist aber nur für bestimmte Versuchsanordnungen gültig, denn, wie Mez[3]) zeigte, können Pflanzenteile tatsächlich in Eis einfrieren und so stark abgekühlt werden, daß sie auch selbst gefrieren. Eindeutiger zu bewerten ist die Beobachtung Müller-Thurgaus, daß gefrorene Pflanzenteile im Wasser von 0^0 C schneller auftauen als in Luft, deren Temperatur $+ 5^0$ C beträgt. Danach sind die oft in gärtnerischen Fachzeitschriften auf Grund der Sachsschen Kältetodtheorie gemachten Ratschläge, gefrorenes Obst in kaltem Wasser langsam auftauen zu lassen, um es vor dem Kältetod zu schützen, falsch. Für Kartoffeln gilt dasselbe. Auch Molisch[4]), Mez[5]), Chandler[6]) und Winkler[7]) erzielten der Sachsschen Auffassung entgegenstehende Resultate.

Es scheint aber, als ob unter gewissen Bedingungen durch langsames Auftauen die Pflanze vor dem Kältetod gerettet werden kann, wenn auch das alte, schon von du Hamel[8]) und Thouin[9]) erwähnte Gärtnermittel, die gefrorenen Pflanzen vor dem Auftauen mit kaltem Wasser zu bespritzen, wie es weiter unten noch ausgeführt ist (S. 495), nicht im Sachsschen Sinne zu deuten sein wird.

Müller-Thurgau[10]) fand bei seinen Untersuchungen, nach deren Ergebnissen er das Sachssche Phänomen als Regel verneinen mußte, Ausnahmen, mit denen bestätigt wurde, daß die Erscheinung an sich möglich ist. Auch Molisch[11]) und Chandler[12]) bestätigen solche Ausnahmen. Mez[13]) versuchte, eine Deutung des Phänomens zu geben. Er beobachtete, daß beim raschen Auftauen gefrorener Pflanzensäfte die Schmelzwärme nicht allein aus der Umgebung, sondern auch aus dem Innern der Kristallmasse aufgenommen wurde, so daß das Innere eine tiefere Temperatur erreichte als es vorher hatte, und erklärte, daß schnelles Auftauen deshalb schädlich sei, weil dabei das Pflanzeninnere noch tiefer abgekühlt würde.

---

[1]) Müller-Thurgau, H., s. S. 481. 1880 u. 1886.

[2]) Molisch, H., Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. Jena 1897, 44.

[3]) Mez, C., Neue Untersuchungen über das Erfrieren eisbeständiger Pflanzen. Flora oder Allgem. Bot. Zeitg. Bd. 94, 1905, 110.

[4]) Molisch, s. [2]). 1897.

[5]) Mez, s. [3]). 1905.

[6]) Chandler, W. H., The killing of plant tissue by low temperature. Missouri Agric. Exp. Stat. Research. 1913, Bull. 8, 143—309.

[7]) Winkler, A., Über den Einfluß der Außenbedingungen auf die Kälteresistenz ausdauernder Gewächse. Jahrb. f. wissensch. Bot. **52**, 1913, 471.

[8]) du Hamel, La physique des arbres, Paris 1788.

[9]) Thouin, A., Observations sur l'effet des gelées précoces qui ont lieu les 18. 19. u. 20. Vendemiaire au XIV, 1805.

[10]) Müller-Thurgau, s. S. 481. 1880 u. 1886.

[11]) Molisch, s. [2]). 1897.

[12]) Chandler, s. [6]). 1913.

[13]) Mez, s. [3]). 1905, 111.

Die endgültige experimentelle Aufklärung des Sachsschen Phänomens brachte eine Arbeit von Åkermann.[1]) Nach deren Ergebnis muß heute angenommen werden, daß in dem Grenzgebiet zwischen der Wirkungslosigkeit und der unbedingt letalen Wirkung des Gefrierens das langsame oder schnelle Auftauen über Leben und Tod entscheidet. Hat die Kälteeinwirkung eine gewisse Grenze überschritten, oder hat sie eine von der erst genannten ein gewisses Intervall entfernte Grenze noch nicht erreicht, dann ist die Art des Auftauens bedeutungslos.

Daraus ist folgende praktische Schlußfolgerung zu ziehen. Gefrorene Pflanzen können vor dem Kältetod gerettet werden, wenn man sie in kühler Luft (nicht Wasser) langsam auftauen läßt. Aus der möglichen Tatsache, daß eine so behandelte Pflanze durch das Gefrieren nicht geschädigt war, kann man aber nicht ohne weiteres schließen, daß sie bei schnellerem Auftauen hätte zugrunde gehen müssen. Andererseits kann man aus der Erfahrung, daß ein Rettungsversuch mißlingt, nicht die Möglichkeit für andere Fälle außer acht lassen. Es hat eben nicht jede gefrorene Pflanze die Chance, durch langsames Auftauen gerettet zu werden; der Gärtner aber hat die Möglichkeit, bei richtiger Anwendung der notwendigen Maßnahmen einen größeren Teil seiner Betriebsprodukte vor der Vernichtung zu schützen.

3. Die extrazelluläre, interzelluläre und intrazelluläre Eisbildung in der Pflanze

Aus den Arbeiten von Caspary[2]) und Sachs[3]) geht hervor, daß schon aus der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts Beobachtungen vorliegen, nach denen das Wasser der Pflanzen außerhalb der Zellen gefriert. Es handelt sich dabei meist um die Erscheinung, daß an der Oberfläche der Pflanzen Eisgebilde zu ansehnlicher Größe heranwachsen, wobei das gefrierende Wasser aus der Pflanze herbeiströmt. Es lassen sich aber auch schon bei diesen beiden Autoren Andeutungen finden, nach denen extrazelluläre Eisbildung in den Interzellularräumen stattfindet. Die erste sichere Beobachtung brachte Prillieux zur Kenntnis.[4]) Müller-Thurgau[5]) machte diese Erscheinung zum Objekt eingehender Untersuchungen und schloß aus deren Ergebnissen, daß die erste Eisbildung in der Regel in den Interzellularen stattfindet und die Eismassen („Kristalldrusen") durch das Wasser, welches aus den Zellen zu diesen Kristallisationszentren strömt, vergrößert werden.

---

[1]) Åkermann, Å., Über die Bedeutung der Art des Auftauens für die Erhaltung gefrorener Pflanzen. Botaniska not. 1919, 49—64 u. 105—126.

[2]) Caspary, R., Auffallende Eisbildung auf Pflanzen. Bot. Zeitg. 1854, 38., 39. u. 40. Stck.

[3]) Sachs, J., Untersuchungen über das Erfrieren von Pflanzen und Krystallbildung bei dem Gefrieren und Veränderung der Zellhäute beim Auftauen saftiger Pflanzentheile. Ber. d. mathem.-physikal. Klasse d. Königl. Sächs. Ges. d. Wissensch. 1860.

[4]) Prillieux, Sur la formation de glaçons à l'intérieur des plantes. Annal. d. sciences naturelles. V. Serie, vol. 13. Botanique T. XII, 125—134.

[5]) Müller-Thurgau, H., Über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen. Landw. Jahrb. Bd. 9, 1880, 133; Bd. 15, 1886, 453. Eine Zusammenstellung der älteren Literatur in englischer Sprache findet man in der Arbeit von Bay, J. Ch., Crystals of ice on plants. Bot. Gazette 1894, Bd. 19, S. 321.

Frank[1]) beschrieb die interzelluläre Eisbildung schon kurze Zeit vor Müller-Thurgau[2]) nach eigenen Beobachtungen, bei denen er festgestellt hatte, daß ziemlich große Eisgebilde das Gewebe zerklüften und daß dabei das Zellinnere selbst nicht gefriert. Mit den Arbeiten von Kunisch[3]), Dalmer[4]), Molisch[5]) und Ludwig[6]) ist die interzelluläre Eisbildung bestätigt worden. Spätere Autoren haben sie teils ebenfalls beschrieben, teils auch als selbstverständlich angenommen.

Molisch[7]) widerlegte die Ansicht, daß nur bei sehr rascher Abkühlung auch im Zellinnern Eis gebildet würde. Er ließ Epidermiszellen der Blätter von *Tradescantia discolor* langsam abkühlen und beobachtete, daß Eis auch in den Zellen entstand. „Auffallend ist, daß nicht alle Zellen gleichzeitig gefrieren, denn oft erstarrt eine Zelle und die ihr unmittelbar benachbarte eine halbe Stunde später. Ein großer Teil gefriert überhaupt nicht, aus solchen Zellen tritt das Wasser aus und gefriert draußen." Nach Molisch ist es zwar richtig, „daß bei langsamer Abkühlung der Gewebe das Wasser der Zelle entzogen wird und außerhalb der Zelle gefriert, doch ist dies nur die Regel, keineswegs Gesetz. Es kann auch Eis bei langsamer Abkühlung in der lebenden Zelle entstehen."

Müller-Thurgau[8]) gab auch eine Erklärung auf die Frage, warum das Eis in den Interzellularen gebildet wird. Ausführlich wurde die Deutung von Fischer[9]) besprochen. Das Wasser, das an den Wänden der Interzellularen haftet, hat einen höherliegenden Gefrierpunkt als der Zellinhalt, es muß daher auch schon bei weniger tiefer Temperatur gefrieren; und hat sich einmal an einer Stelle ein Kristallisationszentrum gebildet, dann strömt von allen Seiten das Wasser herbei, nämlich in der Richtung des Dampfdruckgefälles, das über dem Eis sein Minimum hat. Hat die interzelluläre Eisbildung einmal begonnen, dann fällt in den Zellen der Gefrierpunkt, weil durch den Wasserverlust der Zellinhalt konzentrierter wird, und es kann erst bei tieferer Temperatur zur intrazellulären Eisbildung kommen.[10]) Wird dagegen durch Unterkühlung des Gewebes die Zelle ohne interzelluläre Eisbildung auf den Gefrierpunkt ihres Inhaltes abgekühlt, dann gefriert beim ersten Kristallisationsanlaß auch der Zellinhalt, zumal, wie Voigtländer[11]) es dargestellt hat, der Zellinhalt als

[1]) Frank, A. B., Die Krankheiten der Pflanze, 1880.

[2]) Müller-Thurgau, s. S. 483. 1880.

[3]) Kunisch, H., Über die tödtliche Einwirkung niederer Temperaturen auf die Pflanzen. Inaug.-Diss. Breslau 1880.

[4]) Dalmer, W., Über Eisbildung in den Pflanzen mit Rücksicht auf die anatomische Beschaffenheit derselben. Flora Bd. 80, 1895, 436.

[5]) Molisch, H., Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. Jena 1897.

[6]) Ludwig, F., Weitere Beobachtungen über die Biologie von *Helleborus foetidus*. Bot. Zentralbl. Bd. 80, 1899, 405.

[7]) Molisch, s. [6]). 1897, 27.

[8]) Müller-Thurgau, s. S. 483. 1880.

[9]) Fischer, H. W., Gefrieren und Erfrieren, eine physiko-chemische Studie. Beitr. zur Biol. d. Pflanzen von Cohn. Bd. 10, 1911, 133.

[10]) Als Gefrierpunkt der Zelle, mitunter auch Gefrierpunkt der Zellösung genannt, ist nicht der durch gelöste Substanzen allein erniedrigte sondern auch durch die kapillare Spannung der Zellkolloide veränderte Gefrierpunkt der Zellflüssigkeit zu verstehen. — Die wasseranziehenden Kräfte, die den Gefrierpunkt der Zelle erniedrigen, sind der osmotische Druck der gelösten und der kolloidosmotische Druck der nicht gelösten Substanzen. Der Ausdruck „kapillare Spannung der Kolloide" umfaßt nicht die Gesamtheit der an den Kolloidteilchen und insbesonders an den Teilchen der hydrophilen Kolloide wirkenden Kräfte. Für die wasseranziehenden Kräfte der Kolloide ist in neuerer Zeit die Bezeichnung „onkotischer Druck" gewählt worden. — Liesegang, R. E., Biologische Kolloidchemie, Dresden und Leipzig 1928, 38.

[11]) Voigtländer, H., Unterkühlung und Kältetod der Pflanzen. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen Bd. 9, 1909, 259.

Lösung, die unterkühlunghemmende Stoffe enthält, schwer zu unterkühlen ist, d. h., beim Überschreiten des Gefrierpunktes leicht zur Kristallisation neigt.

Aus den Bedingungen, unter denen die Eisbildung interzellulär oder intrazellulär erfolgt, kann man schließen, daß die Art der Eisbildung doch viel weitgehender von der Geschwindigkeit der Abkühlung abhängig sein muß, als es nach Molischs Beobachtung[1]) angenommen werden kann. Schander und Schaffnit[2]) haben auch in neuerer Zeit die intrazelluläre Eisbildung als einen Erfolg schneller Abkühlung beschrieben. Verständlich wird die Abhängigkeit, wenn man folgende Umstände in Betracht zieht. Erstens bleibt die intrazelluläre Eisbildung nur dann aus, wenn Eis extrazellulär gebildet und dabei der Gefrierpunkt des Zellinnern gesenkt wird. Zweitens stellt der Protoplast dem Ausströmen des Wassers einen Widerstand entgegen, so daß bei schneller Abkühlung die Temperatur des Zellinhaltes schneller unter den Gefrierpunkt desselben sinken kann, als das Wasser aus den Zellen auszuströmen vermag.[3])

Wenn man lediglich den physikalischen Prozeß seinem Urteile zugrunde legt, dann kann man den Vorgang der interzellulären Eisbildung als Frost- oder Gefrierplasmolyse bezeichnen[4]), weil, wie bei der Einwirkung eines Plasmolytikums auf die Zelle, die Zelle und ihre Umgebung zum Ausgleich der Dampfdruckdifferenz streben. Mit demselben Rechte müßte dann aber auch jedes Welken eine Plamolyse genannt werden. Es empfiehlt sich jedoch, den Ausdruck Frostplasmolyse für eine Erscheinung zu reservieren, wie sie Åkermann[5]) beschrieben hat. Läßt man ein Stück Zellgewebe in einem Plasmolytikum gefrieren, dessen Konzentration für die Plasmolyse des betreffenden Zellgewebes zu gering ist, dann erhöht sich beim Gefrieren die Konzentration, so daß infolge des erhöhten osmotischen Druckes des Plasmolytikums Plasmolyse eintreten kann. Nachdem sich der Protoplast von der Zellwand gelöst hat, kann dann auch zwischen Zellwand und Protoplast Wasser zu Eis kristallisieren.

Ob die Gefrierplasmolyse in der Natur vorkommt, ist noch nicht nachgewiesen. Es ist immerhin denkbar; denn auch die Flüssigkeit, welche an den Interzellularwänden haftet, ist kein reines Wasser, sondern eine Lösung, die beim Ausfrieren des Wassers ihren osmotischen Wert erhöht. Es wird noch mehr verständlich, wenn man in Betracht zieht, daß die „Kristalldrusen" sich nicht in allen Interzellularräumen bilden, sondern nur an gewissen Stellen, zu denen das Wasser strömt, wobei die Eisgebilde zu ziemlicher Größe heranwachsen. An diesen Stellen muß sich dann auch eine erhebliche Menge Mutterlauge ansammeln, die sicherlich als Plasmolytikum wirksam sein kann. Außerdem ist es möglich, daß bei niedrigen Temperaturen osmotisch wirksame Substanzen aus dem Zellinnern in die Interzellularen permeieren. Molisch[6]) hat beobachtet, daß bei niedrigen Temperaturen, wenn kein Gefrieren eintritt, die Zelle „Wasser ausstößt".

Das Wasserausstoßen kann darauf beruhen, daß bei sinkender Temperatur osmotisch wirk-

---

[1]) Molisch, H., Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. 1897, 27.

[2]) Schander, R. u. Schaffnit, E., Untersuchungen über das Auswintern des Getreides. Landw. Jahrb. Bd. 52, 1919, 6—9.

[3]) Maximow, N. A., Experimentelle und kritische Untersuchungen über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen. Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 53, 1914, 376.

[4]) Buhlert, Untersuchungen über das Auswintern des Getreides. Landw. Jahrb. Bd. 35, 1906, 837; Schander u. Schaffnit, s. [2]), 1919, 12.

[5]) Åkermann, Å., Studien über den Kältetod und die Kälteresistenz der Pflanzen nebst usw., Lund 1927, 37ff.

[6]) Molisch, s. [1]). 1897, 25.

same Substanzen in der Zelle inaktiviert werden. Das Gleichgewicht osmotischer Druck: Wanddruck wäre damit gestört; der Zellinhalt hätte eine größere Menge Wasser, als es seiner Saugkraft entsprechen würde, und es müßte deshalb als Folge des wirkenden Wanddruckes Wasser durch den Protoplasten und die Zellwand in die Interzellulare gepreßt werden.

Ein ähnlicher Vorgang kann schon in geringerem Ausmaße bei jeder Temperatursenkung eintreten, ohne daß die Konzentration der osmotisch wirksamen Substanzen des Zellinhaltes sich ändert. Denn der osmotische Druck einer Lösung wird mit fallender Temperatur bei gleichbleibender Konzentration der osmotisch aktiven Stoffe geringer. Wenn also bei hohem Turgor die Saugkraft einer Zelle gering war, so wird sie durch die Temperatursenkung noch weiter herabgesetzt; und da bei hohem Turgor der Wanddruck groß ist, muß durch seine Wirkung Wasser aus der Zelle herausgepreßt werden.[1]) Ferner könnte ein „Wasserausstoßen" bewirkt werden, wenn durch eine spezifische Funktion inframinimaler Temperaturgrade der Protoplast für osmotisch aktive Stoffe permeabel wird, wie wir es oben schon angedeutet haben. Obwohl es Forscher gibt, die dieses annehmen, ist ein Nachweis noch nicht bekannt geworden.[2])

Eine Bemerkung Müller-Thurgaus[3]): „Die starke Wasserentziehung in der Nähe der Eisdrusen vermochte die Zellen ohne Ausnahme zu töten, in weiterer Entfernung blieb in der Folge der geringeren Wasserentziehung ein Teil der Zellen lebend, zeigte sich also widerstandsfähiger", gewinnt ein ganz anderes Bild, wenn man nicht allein die Dampfdruckdifferenz zwischen Zellinhalt und Eisdruse, sondern auch die plasmolytische Aktivität der in der unmittelbaren Nähe der Eisdruse notwendigerweise sich ansammelnden Mutterlauge als Ursache eines Dampfdruckgefälles und als wasserentziehend gelten läßt.

4. Theorien über die eigentliche Todesursache bei der Eisbildung in der Pflanze

Es sind viele Pflanzen bekannt, die ohne Schaden ein weitgehendes Gefrieren ertragen. Andere gehen aber schon nach geringem Gefrieren zugrunde. Deshalb ist die Eisbildung zunächst nicht als letzte Ursache des Kältetodes zu betrachten.

Zu dieser Frage haben sich eine Reihe von Theorien entwickelt, die fast alle von den Untersuchungen Müller-Thurgaus[4]) ihren Ausgang nehmen.[5]) Nach seinem Urteil ist die Ursache des Kältetodes ein Welken der Zelle als Folge der Eisbildung, das wie das Dürrewelken bis zu einem gewissen Grade reversibel über diesen Grad hinaus aber irreversibel sein kann und damit den Tod der Zelle herbeiführt. Alle Erscheinungen, die mit dem Kältetod im Zusammenhang stehen, sollen nach Müller-Thurgau auch mit dem Gefrieren, der Wasserentziehung, in Einklang zu bringen sein. Eine wesentliche Stütze erhält diese Anschauung durch seine Beobachtung, daß die Menge des gefrorenen, der lebenden Substanz entzogenen Wassers mit dem Fallen der Umgebungstemperatur des Pflanzen-

---

[1]) Siehe Åkermann, Å., Studien über den Kältetod usw., Lund 1927, 15; Krasnolessky-Maximow, T. A., Untersuchungen über die Elastizität der Zellmembranen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 43, 1925.

[2]) Coville, F. V., The influence of cold in stimulating the growth of plants. U. S. Dep. of Agric. Journ. of Agr. Res. Bd. 20, 1920—1921, 151.

[3]) Müller-Thurgau, s. [4]). 1886, 456.

[4]) Müller-Thurgau, H., Über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen. Landw. Jahrb. Bd. 9, 1880, 133; Bd. 15, 1886, 453.

[5]) Es sei vermerkt, daß die Wasserentziehungstheorie zuerst von Frank, A. B, in seinem Handbuch „Die Krankheiten der Pflanze, 1. Aufl. 1880, 193" dargestellt worden ist. Obgleich in der späteren Literatur Müller-Thurgau unrichtig als Urheber bezeichnet wurde, unterstellen wir es als richtig, weil die spätere Literatur an die Müller-Thurgauschen Arbeiten anschließt.

gewebes steigt. Auf Grund dieses Umstandes ist anzunehmen, daß es auch für die „eisbeständige" Pflanze eine Temperatur gibt, bei welcher der maximal erträgliche Wasserentzug überschritten und die eisbeständige Pflanze getötet wird. Bei Pflanzen, die nicht eisbeständig sind, von denen also angenommen wird, daß jede geringe Eisbildung letal wirkt, konnte Apelt[1]) feststellen, daß erst nach dem Gefrieren einer bestimmten Menge der Gewebsflüssigkeit der Tod eintritt.

Die zweite Hauptstütze der Müller-Thurgauschen Wasserentziehungstheorie ist darin zu suchen, daß Pflanzen inframinimale Temperaturen ohne Gefrieren, d. h. bei Unterkühlung, ertragen, die bei Verhinderung der Unterkühlung, d. h. im Zustand des Gefrorenseins auf sie tötlich wirken.

Auch Molisch[2]) war zur Überzeugung gelangt, „daß der Gefriertod der Pflanze im wesentlichen auf einen zu großen durch die Eisbildung hervorgerufenen Wasserverlust des Protoplasmas zurückzuführen ist, wodurch die Architektur desselben zerstört wird, und daß sich alle einschlägigen Tatsachen unschwer und ungezwungen von diesem Gesichtspunkte aus erklären lassen." Daß die Zerstörung der Architektur des Protoplasmas durch tiefe Temperatur nicht immer den Tod der Zelle herbeiführen muß, daß diese vielmehr regeneriert werden kann, wenn die Kälteeinwirkung nicht zu lange gedauert hat, kann man aus Beobachtungen von Kühne, Hofmeister und Klemm[3]) schließen.

Die Sachssche Theorie des Kältetodes[4]) fußt auf der Vorstellung, daß beim schnellen Auftauen das aus den Zellkolloiden ausgefrorene Wasser schneller verlaufen kann, als die entwässerten Kolloide es aufzunehmen imstande sind, wobei dann durch die Vermengung der Gewebsflüssigkeiten chemische Prozesse eine Zerstörung der Gewebe herbeiführen. H. W. Fischer[5]) verglich das Gefrieren und den Kältetod mit dem Ausfrieren unbelebter Kolloide. „Die Kolloide zeigen sich in außerordentlich verschiedenem Grade gegenüber der Kälte empfindlich. Bei einigen von ihnen genügt schon eine geringe Abkühlung um ihre Eigenschaften, dauernd zu verändern, während andere selbst durch die Einwirkung der Temperatur der flüssigen Luft nicht beeinflußt wurden. Gewisse dieser Stoffe müssen ein höchst eigentümliches Verhalten zeigen. Im allgemeinen sind die Veränderungen, die sie erfahren, reversibel, doch treten bei Abkühlungen auf ganz bestimmte Temperaturen irreversible Veränderungen auf". Die irreversible Änderung des Kolloides ist der Verlust des Absorbtionsvermögens für Wasser.

Kunisch[6]) nahm an, daß chemische Veränderungen, welche als Folge der tiefen Temperatur und der Eisbildung in der Zelle eintreten, den Tod verursachen. Molisch[7]) wies darauf hin, daß „die aus der Eisbildung resultierende

---

[1]) Apelt, A., Neue Untersuchungen über den Kältetod der Kartoffeln. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen von Cohn, Bd. 9, 1907, 215.

[2]) Molisch, H., Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen, Jena 1897, 73.

[3]) Kühne, Untersuchungen über das Protoplasma, 1864, 101; Hofmeister, Zelle, S. 54; zit. nach Klemm, P., Desorganisationserscheinungen der Zelle. Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 28, 1895, 651.

[4]) Sachs, J., Gesammelte Abhandlungen Bd. 1, 1892, 43—48.

[5]) Fischer, H. W., Gefrieren und Erfrieren, eine physiko-chemische Studie. Beitr. zur Biol. der Pflanze von Cohn Bd. 10, 1911.

[6]) Kunisch, H., Über die tödtliche Einwirkung niederer Temperaturen auf die Pflanzen. Inaug.-Diss., Breslau 1880.

[7]) Molisch, s. [2]). 1897, 73.

Konzentration der Säfte keine unbedeutende Rolle spielt; es ist ja doch festgestellt, daß in der Folge des Gefrierens nicht nur sehr konzentrierte Lösungen innerhalb der Zelle geschaffen werden, sondern daß sogar früher gelöste Körper in fester Form abgeschieden werden, wie z. B. das Inulin . . .". Eine erhöhte Konzentration des Kaliumoxalates, wie sie durch das Gefrieren zustande kommen kann, beschrieb Molisch als besonders gefährlich für das Leben der Pflanzenzelle.

Im Anschluß an eine Arbeit von Buhlert[1]) entwickelte Gorke[2]) eine Kältetodtheorie, welche kolloidchemische Vorgänge zur Erklärung der Todesursache heranzieht. Durch direkte Wirkung der tiefen Temperatur kann eine intramolekulare Umlagerung in den Eiweißkörpern stattfinden und Säure aktiviert werden. Mit dem Gefrieren wird die Konzentration der Salze und Säuren des Zellsaftes erhöht und wirkt dann, wenn sie einen Schwellenwert überschreitet, aussalzend und denaturierend auf das Eiweiß. Lidforß[3]) schloß sich der Gorkeschen Auffassung an und vermerkte ergänzend, daß durch den Wasserentzug die Konzentration der plasmatischen Eiweißkörper erhöht wird und daß damit eine leichtere Aussalzbarkeit gegeben ist. Auch Schaffnit[4]), Schander und Schaffnit[5]), Harvey[6]), Newton[7]) und Zacharowa[8]) beschrieben den Kältetod in einem der Gorkeschen Theorie ähnlichem Sinne. Schander und Schaffnit[9]) präzisierten: die innere Protoplasmahaut, die Grenzschicht zwischen Protoplast und Vakuole, sei der empflindliche Teil der Zelle und ihre Zerstörung durch den konzentrierten Vakuoleninhalt bedeute den Kältetod.

Gegen die Verallgemeinerung der Auffassung, die Wasserentziehung sei die Ursache des Kältetodes, wandten sich Pfeffer[10]) und Irmscher.[11]) Sie begründeten ihre Einwendungen mit den Tatsachen, daß mit der Austrocknungsfähigkeit einer Pflanze nicht notwendig eine hohe Kälteresistenz verknüpft sein muß, und daß andererseits hochgradig kälteresistente Pflanzen gegen ein Austrocknen empfindlich sein können.

---

[1]) Buhlert, Untersuchungen über das Auswintern des Getreides. Landw. Jahrb. Bd. 35, 1906.

[2]) Gorke, H., Über chemische Vorgänge beim Erfrieren der Pflanzen. Die landw. Versuchsstat. Bd. 65, 1907, 149.

[3]) Lidforß, B., Die wintergrüne Flora, eine biologische Untersuchung. Lunds Universitets Arsskrift N. F. Bd. 2, Afd. 2, Nr. 13, 1907, 1.

[4]) Schaffnit, E., Studien über den Einfluß niederer Temperaturen auf die pflanzliche Zelle. Mitteil. d. Kaiser-Wilhelm-Institutes f. Landw. in Bromberg Bd. 3, 1910, 93. — Über den Einfluß niederer Temperaturen auf die pflanzliche Zelle. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 12, 1911, 323.

[5]) Schander, R. u. Schaffnit, E., Untersuchungen über das Auswintern des Getreides. Landw. Jahrb. Bd. 52, 1919, 1.

[6]) Harvey, R. B., Hardening process in plants and developpments from frost injury. Journ. of Agric. Research Bd. 15, 1918, 83.

[7]) Newton, R., The nature and practical measurement of frost resistance in winter wheat. Univ. of Alberts. Research Bull. 1, 1924.

[8]) Zacharowa, T. N., Über den Einfluß niederer Temperaturen auf die Pflanzen. Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 65, 1925, 61.

[9]) Schander u. Schaffnit, s.[5]). 1919.

[10]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. 2, 1904, 315.

[11]) Irmscher, E., Über die Resistenz der Laubmoose gegen Austrocknung und Kälte. Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 50, 1912, 387.

Schaffnit[1]) beschrieb den Kältetod derjenigen Pflanzen, „für deren Konstitution und Existenz Wasser ein unentbehrlicher Faktor ist", wie es oben schon erwähnt wurde, in einem Sinne, der der Gorkeschen Theorie ähnlich ist, und den Kältetod einer zweiten Gruppe von Pflanzen, „die bedingungsweise austrocknungsfähig sind", als eine „Folgeerscheinung durch äußere Einflüsse hervorgerufener vitaler Reaktionsvorgänge", welche die absolute Lebensdauer des Organismus zeitlich beschränken. Neuerdings sieht er[2]) im „Erfrieren der Pflanzen und ebenso im Hitzetod in erster Linie ein Stoffwechselproblem. Da alles Leben an Stoffwechsel gebunden ist, sei er noch so gering (wie etwa im ruhenden Samenkorn), so muß ein Aufhören der Stoffwechseltätigkeit von tiefgreifender Wirkung sein".

Maximow[3]) begegnete den Pfefferschen Bedenken vom Standpunkte der Wasserentziehungstheorie. Ausgehend von den Untersuchungen Lottermosers[4]) über die mechanisch koagulierende Wirkung einer Eisbildung in kolliodalen Lösungen ergänzte er die Müller-Thurgausche Theorie mit der Vorstellung, daß durch die Wasserentziehung zunächst der Zwischenraum zwischen den einzelnen Kolloidteilchen des Protoplasmas verkleinert und dann durch den Druck der Eiskristalle die Koagulation und die Denaturierung (der Tod) herbeigeführt wird. Verständlich wird dieses, wenn man die Beobachtungen Lepeschkins[5]) zum Vergleich heranzieht, nach denen das Plasma der Spirogyrazellen durch Druck leicht koaguliert, wenn die Zellen vorher plasmolysiert waren.

Mit der Maximowschen Kältetheorie scheint das Wissen über die Bedeutung der Eisbildung als Ursache des Kältetodes auf seinem Höhepunkt angekommen zu sein. Eigenartig ist dabei, daß nicht Maximow, sondern Åkermann[6]) die letzte Beweisführung für die Maximowsche Kältetodtheorie brachte.

Maximow[7]) ließ Gewebsschnitte von Pflanzen vergleichsweise in Wasser und Lösungen gefrieren und fand dabei, daß die Pflanzenzellen in den Lösungen kälteresistenter waren als im Wasser. Stoffe, die gelöst nicht in den Protoplasten einzudringen vermögen, brachten ebenfalls eine Resistenzerhöhung zustande. Maximow schloß daraus, daß die Wirkung schon mit der Berührung der äußeren Schicht der Protoplasten erzielt wird, und daß die äußere Schicht des Protoplasten der kälteempfindliche Teil der Pflanzenzelle und der Kältetod eine Wirkung des Druckes der Eiskristalle auf diese Teile der Zelle sei. Auf Grund der Erfahrung, daß auch Salze die Kälteresistenz erhöhten, mußte Maximow die Gorkesche Kältetodtheorie ablehnen)[8], denn es schien ihm unmöglich, daß eine Konzentrationserhöhung der Salze einerseits eine Resistenzerhöhung auslöst und andererseits die Ursache des Todes sein soll. Åkermann[9]) erzielte in Versuchen ähnliche Ergebnisse, deutete diese aber in anderer Art als Maximow. Nach Åkermann ist die Resistenzerhöhung in den Maximowschen Versuchen keine Wirkung eines Einflusses der Salze auf Bestandteile der Zelle, sondern

[1]) Schaffnit s. S. 488. 1911.

[2]) Schaffnit, E. u. Lüdtke, M., Beiträge zur Kenntnis von Kältewirkungen auf die pflanzliche Zelle. Phytopathol. Zeitschr. Bd. 4, 1932, 329—386.

[3]) Maximow, N. A., Experimentelle und kritische Untersuchungen über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen. Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 53, 1914, 327.

[4]) Lottermoser, A., Über das Ausfrieren von Hydrosolen. Ber. d. Deutsch. chem. Ges. 41, Bd. 4, 1908, 3976.

[5]) Lepeschkin, W., Zur Kenntnis der Plasmamembran. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 28, 1910, 91.

[6]) Åkermann, A., Studien über den Kältetod und die Kälteresistenz der Pflanzen nebst usw. Lund 1927.

[7]) Maximow, N. A., Chemische Schutzmittel der Pflanzen gegen Erfrieren. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 30, 1912, 52, 293 u. 504.

[8]) S. 488.

[9]) Åkermann, A., Studien über den Kältetod und die Kälteresistenz der Pflanzen nebst usw., Lund 1927.

darauf zurückzuführen, daß beim Gefrieren in der Salzlösung außerhalb der Zellen eine höhere Konzentration entsteht, wodurch die Salzlösung auf die Zelle als Plasmolytikum wirkt. Als Folge der darauf eintretenden Plasmolyse wird dann die Eisbildung in der Zelle verhindert, die Åkermann als besonders gefährliches Moment der Kältewirkung beschrieb, wenn auch sie nicht immer den Tod herbeiführen muß.[1])

Zunächst ist nicht einzusehen, warum eine erhöhte Salzkonzentration außerhalb der Zellen das intrazelluläre Gefrieren verhindern soll. Die extrazelluläre Lösung kann ja erst dann als Plasmolytikum wirken, wenn ihr osmotischer Wert den des Zellinhaltes übersteigt. Dafür müßte es gleichgültig sein, bei welchem osmotischen Wert der Interzellularflüssigkeit das Gefrieren beginnt. Ganz im Gegenteil müßte bei der für die Art des Gefrierens bedeutsamen Entscheidung, ob das erste Eis innerhalb oder außerhalb der Zellen gebildet wird, gerade ein geringer osmotischer Wert der Interzellularflüssigkeit dem extrazellulären Gefrieren förderlich sein, weil die Spanne zwischen den Gefrierpunkten mit der Differenz der osmotischen Werte steigt. Die Chance des Zellinhaltes, bei erhöhter Konzentration der extrazellulären Lösung weniger leicht zu gefrieren, muß noch auf anderen unbekannten Umständen beruhen. Vielleicht spielen das Volumverhältnis der extrazellulären und intrazellulären Flüssigkeit und der Diffusionswiderstand des Protoplasten und der Zellwand dabei eine Rolle. Wie die Umstände auch sein mögen, jedenfalls hat Åkermann[2]) die Tatsache festgestellt und mit ihren Konsequenzen den Schlußstein zur Maximowschen Kältetodtheorie gefügt; denn er konnte zwar nicht die Schutzwirkung durch die Verhinderung des intrazellulären Gefrierens restlos erklären, aber eine andere, die mit der mechanischen Auswirkung der Eisbildung im Zusammenhang steht.

Es ist für das Leben der Pflanzenzelle von Bedeutung, daß kein Eis in ihrem Inneren gebildet wird. Hierin liegt eine Unterscheidung der Wirkung intrazellulären und interzellulären Gefrierens. Man könnte daraufhin annehmen, daß lediglich die intrazelluläre Eisbildung die Todesursache sei. Aus den Maximowschen[3]) und Åkermannschen[4]) Versuchen kann man aber nur schließen, daß die Eisbildung in der Zelle gefährlicher ist als außerhalb derselben, und schon die mikroskopischen Untersuchungen Molischs[5]) besagen, daß ebenso die extrazelluläre Eisbildung den Tod verursachen kann.

Welche Rollen spielen beim Gefriertod die Entwässerung der Zelle und der Eisdruck? In der Kältetodliteratur finden wir von Müller-Thurgau[6]) ausgehend die Annahme, daß ein Verhältnis zwischen der Tiefe der Temperatur und der Menge des in der Pflanze gebildeten Eises besteht, und daß die Temperatur, bei der eine Pflanze getötet wird, einer Entwässerung der Zelle entspricht, bei der die Pflanzenzelle nicht mehr existenzfähig ist.

Angenommen, in den Interzellularen befände sich eine Lösung, deren Konzentration einen geringeren osmotischen Wert als die Zellflüssigkeit hat. Bis kurz vor dem ersten Verlust an Turgordruck der Zelle würde ein Gefrieren und die damit verbundene Konzentrationserhöhung der Interzellularflüssigkeit keinen Wasserverlust der Zelle zur Folge haben. Die weitergehende Eisbildung müßte dann ein Dampfdruckgefälle von der Zelle zur Interzellulare entstehen lassen, das sofort und bei weiterem Temperaturfall immer wieder durch den Wasserverlust der Zelle ausgeglichen werden müßte. Die Gefrierpunktserniedrigung, die mit dem Ausfrieren des Eises gleich geht, ist also für beide Teile, sowohl für die Interzellularflüssigkeit als auch für den Zellinhalt, gleichwertig. Mit anderen Worten: die Zelle verliert nur soviel Wasser, wie eine gleiche Menge einer isosmotischen Lösung Wasser verlieren würde, in der sich unter den gleichen Temperaturbedingungen Eis bildet, d. h., Zelle und Interzellularraum bilden vom Zeitpunkt des Dampfdruckgleichgewichtes an ein kontinuierliches System, wie etwa eine Lösung in einem Glase, in welchem an irgendeiner Stelle sich beim Gefrieren

---

[1]) Åkermann, s. S. 489. 1927, S. 37 u. 38.
[2]) Åkermann, s. S. 489. 1927, S. 38 u. 39.
[3]) Maximow, s. S. 489. 1912 u. 1914.
[4]) Åkermann, s. S. 489. 1927.
[5]) Molisch, s. S. 487. 1897, S. 22.
[6]) Müller-Thurgau, s. S. 486. 1880 u. 1886; siehe auch Chandler, P. H., The killing of plant tissue by low temperature. Miss. Agric. Exper. Stat. Res. Bull. 8, 1913, 143 u. Åkermann, s. [4]) 1927.

ein Kristallisationszentrum bildet. Im Glase wird sich das Eis an der Oberfläche des Inhaltes ansammeln, weil es spezifisch leichter ist, und die konzentriertere Lösung wird ihre Kontinuität nicht verlieren. In dem Zell-Interzellularsystem ist, bildlich gesprochen, die Oberfläche des Glasinhaltes in den Interzellularraum verlegt, weil dort sich das Kristallisationszentrum gebildet hat. Wäre es möglich, während des Gefriervorganges mit Berücksichtigung der Verhinderung einer Unterkühlung, Zelle und Interzellularraum zu trennen, dann müßte vom Moment des Trennens an bei weiterer Temperatursenkung sofort in der Zelle Eis gebildet werden. Der entstehende Wasserverlust der Zelle könnte dabei nicht größer sein, als wenn die Verbindung mit dem Interzellularraum erhalten geblieben und die Eisbildung in ihm weitergegangen wäre. Wir kommen hiermit zu dem Schluß, daß es für den Wasserverlust des quellungsfähigen und osmotisch aktiven Zellinhaltes quantitativ durchaus gleichgültig ist, ob das Eis extrazellulär oder intrazellulär gebildet wird.

Dieser Satz ist nicht allein für die Fälle der Maximow-Åkermannschen Versuchsanordnung gültig, bei denen zum Teil die Konzentration der Interzellularflüssigkeit künstlich erhöht worden war, sondern auch in jedem Falle in der Natur. Denn es ist gleichgültig, welchen Gefrierpunkt die Interzellularflüssigkeit ursprünglich hatte, oder ob die Dampfdruckdifferenz zwischen Zelle und Interzellularraum durch die vom Gefrieren der Interzellularflüssigkeit hervorgerufene Trockenheit des Interzellularraumes zustandegekommen ist. Maßgeblich ist, daß mit dem interzellulären Gefrieren ein Dampfdruckgleichgewicht zwischen Interzellularraum und Zellinhalt zustande kommt, sobald die Temperatur den Gefrierpunkt des Zellinhaltes erreicht hat, und daß die Zelle erst dann Wasser verlieren kann, wenn die Temperatur den Gefrierpunkt des Zellinhaltes unterschreitet.

Stellen wir die Erkenntnis dieser physikalischen Bedingungen neben die Åkermannsche Deutung[1]) der Maximowschen Versuche[2]), aus der hervorgeht, daß unter gleichen Temperaturbedingungen eine Eisbildung im Zellinnern den Tod zur Folge hatte, bei interzellulärer Eisbildung aber das Leben der Zelle erhalten blieb, dann ist zwangsläufig das Urteil gebildet, daß die Größe des Wasserentzuges nicht maßgebend für die Lage der verschiedenen „Todespunkte" war. Ohne Rücksicht auf die noch unbeantwortete Frage, ob die intrazelluläre Eisbildung eine andere Wirkungsweise als die extrazelluläre hat[3]), führte Åkermann[4]) den Beweis für die Maximowsche[5]) Eisdrucktheorie.

Maximow hatte gefunden, daß konzentrierte Lösungen beträchtlich stärker als verdünnte die Resistenz der Zelle erhöhten. Oben haben wir beschrieben, daß bei der „Gefrierplasmolyse" die ursprüngliche Konzentration der extrazellulären Lösung auf den Grad der Entwässerung keinen Einfluß hat. Die Ursache des Unterschiedes der „Resistenzänderung" verschiedener Lösungskonzentrationen ist also in einer anderen Richtung zu suchen. Sie liegt im Unterschied der Menge des gebildeten Eises.

Läßt man nämlich zwei verschieden konzentrierte Lösungen gefrieren, dann werden durch das Ausfrieren des Wasseranteiles die Konzentrationen angeglichen. Bei jeder Temperatur, die tiefer als der Gefrierpunkt der ursprünglich konzentrierteren Lösung liegt, haben die

---

[1]) Åkermann, s. S. 489. 1927.

[2]) Maximow, s. S. 489. 1912 u. 1914.

[3]) Hier muß auf die schon oben besprochene Frage (S. 484), ist die Art der Eisbildung von der Geschwindigkeit der Abkühlung abhängig, hingewiesen werden. Aus der Beantwortung dieser Frage könnte nach den Maximow-Åkermannschen Versuchen auch entschieden werden, ob ein schnelles Abkühlen auf eine bestimmte Temperatur für das Leben der Pflanze gefährlicher ist, als ein langsames. Mit dem schnellen Abkühlen wird ja der Gefrierpunkt des Zellinhaltes schneller unterschritten, weil die Abkühlung schneller als die durch das Austreten des Wassers bewirkte Gefrierpunktssenkung des Zellinhaltes vor sich geht. Obwohl man zur Bejahung der Frage geneigt ist, so kann man doch auf Grund der mikroskopischen Beobachtungen Molischs (Molisch, s. S. 487. 1897, 29), der beide Eisbildungsarten an benachbarten Zellen eines Gesichtsfeldes sah, sich nicht des Eindruckes erwehren, als seien auch hierbei noch andere unkontrollierbare Zufälligkeiten entscheidende Faktoren.

[4]) Åkermann, s. S. 489. 1927, S. 39—40.

[5]) Maximow, s. S. 489. 1912 und 1914.

noch flüssigen Anteile der Lösungen gleiche Lösungskonzentrationen. Jedoch die Menge des ausgefrorenen Wassers, also die Menge des gebildeten Eises, ist unterschiedlich. In der weniger konzentrierten Lösung ist bei der gleichen Temperatur eine größere Menge Wasser ausgefroren.

Daraus ist zu schließen, daß bei gleicher Entwässerung der Zelle eine größere interzellulare Eismenge den Tod verursachen kann, der dann auf den mechanischen Druck der Eiskristalle zurückzuführen ist.

Nach den oben angestellten Betrachtungen müssen wir annehmen, daß es verschiedene durch Gefrieren hervorgerufene Gefahrenmomente für das Leben der Pflanzenzelle gibt. Wegen unbekannter Ursachen ist die intrazelluläre Eisbildung gefährlicher als die extrazelluläre, und unbekannte Faktoren können über den Ort des Kristallisationszentrums entscheiden. Ist während eines Gefriervorganges entschieden, daß das Eis extrazellulär gebildet wird, dann entscheiden die Umstände, durch die die Menge des bei einer Temperatur sich bildenden Eises vorbestimmt ist, über Leben und Tod der Zelle, je nach der Größe der Eisansammlung, die für eine mechanisch bewirkte Koagulation und Denaturierung der Protoplasmakolloide notwendig ist.

Nach Lepeschkin[1]) müssen wir annehmen, daß verschiedene Protoplasmaarten ungleich resistent gegen mechanische Eingriffe sind. Liegt tatsächlich ein Fall weitgehender Resistenz vor, dann ist anzunehmen, daß eine Entwässerung durch das Gefrieren noch andere physikalisch-chemische Zustandsänderungen zur Folge hat, die Todesursache sein können. Vielleicht entscheidet dann der Grad der Entwässerung, die an sich weitgehend sein kann, aber dennoch einen bestimmten Grad nicht überschreiten darf.[2]) Nachdem Åkermann den Maximowschen Versuchen die endgültige Deutung gegeben hat, ist Maximows[3]) Beweis gegen die Gorkesche Kältetodtheorie hinfällig geworden und eine Ursache des Kältetodes im Sinne der letzteren nicht mehr ausgeschlossen (s. S. 489).

5. Das „spezifische Minimum" der Mezschen Schule

Eine Anschauung über den Kältetod, die wesentlich von jener großen Linie abweicht, welche in den Müller-Thurgauschen Arbeiten[4]) ihren Ursprung hatte, entwickelte Mez[5]) und seine Schüler Apelt[6]), Rein[7]) und Voigtländer.[8])

Mez unterscheidet Pflanzen, die an sich trockenheitsempfindlich sind, daher unter dem Wasserverlust als Folge der Eisbildung leiden, und Pflanzen, die eine Eisbildung ertragen und erst zugrunde gehen, wenn sie unter ein „spezifisches Minimum" abgekühlt werden. Für diese bedeutet nach Mez die Eisbildung sogar einen Schutz gegen zu starke Abkühlung, weil durch sie die Abkühlungsgeschwindigkeit verzögert wird.

Das „spezifische Minimum" der Mezschen Theorie ist nicht mit physikalisch bestimmbaren fixen Punkten, wie Gefrierpunkt oder der Temperatur des eutektischen Punktes der Lösung, die von der Zellflüssigkeit dargestellt wird, zu erklären; es wird von „besonderen, für unsere Sinne unkennbaren Eigenschaften des Protoplasmas" bestimmt. Danach könnte

---

[1]) Lepeschkin, W., Kolloidchemie des Protoplasmas. Berlin 1924, 127.

[2]) Åkermann, Å., Studien über den Kältetod usw., Lund 1927; Chandler, W. H., The killing of plant tissue by low temperature. Miss. Agr. Exp. Stat. Res. Bull. 8, 143—309.

[3]) Maximow, s. S. 489. 1912 u. 1914.

[4]) Müller-Thurgau, H., Über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen. Landw. Jahrb. Bd. 9, 1880, 133; Bd. 15, 1886, 453.

[5]) Mez, C., Neue Untersuchungen über das Erfrieren eisbeständiger Pflanzen. Flora oder Allgem. Bot. Zeitg. Bd. 94, 1905, 89.

[6]) Apelt, A., Neue Untersuchungen über den Kältetod der Kartoffeln. Cohns Beitr. zur Biol. d. Pflanzen Bd. 9, 1907, 215.

[7]) Rein, R., Untersuchungen über den Kältetod der Pflanzen. Diss. Halle 1908.

[8]) Voigtländer, H., Unterkühlung und Kältetod der Pflanzen. Cohns Beiträge zur Biol. d. Pflanzen Bd. 9, 1909, 259.

man annehmen, daß die Eisbildung für die Tötung nicht notwendig sei. Voigtländer[1]) hat jedoch nachgewiesen, daß der Tod nicht bei Unterkühlung der Pflanze eintritt. „Die Todesursache wird gebildet gemeinsam durch Eintreten der Eisbildung und Abkühlung unter das jeweilige spezifische Minimum, welches unter Umständen außerordentlich tief unter dem eutektischen Punkt der Salzmischung im Zellsaft liegen kann." Daß der Todespunkt nicht von der Salzkonzentration des Zellsaftes abhängig ist, haben schon vor ihm Apelt[2]) und Rein[3]) gezeigt, und daß auch die kapillare Spannung im Sinne der Abhängigkeit von der Zellgröße nicht die Lage des Todespunktes beeinflußt, hat Rein[4]) im Gegensatz zu Molisch[5]) behauptet.

Maximow[6]) befaßte sich eingehend kritisch mit der Kältetodtheorie der Mezschen Schule. Sowohl die Arbeiten der letzteren, als auch die kritische Arbeit Maximows sind schon allein deshalb sehr beachtenswert, weil sie einen Einblick in die thermischen Prozesse, die sich beim Gefrieren der Pflanzengewebe abspielen, geben.

Beim Abkühlen von Pflanzengeweben können unter Umständen zwei Verzögerungen der Abkühlungsgeschwindigkeit beobachtet werden. Die Mezsche Schule deutete das erste Minimum als die Lage des Gefrierpunktes und das zweite als die Lage des eutektischen Punktes. Beim ersten gefriert demnach das Wasser als reines Eis aus der Zellsaftlösung und beim zweiten die Zellsaftlösung selbst, d. h. Wasser und gelöste Substanzen gemeinsam. Aus der Beobachtung, daß der Temperaturgrad, bei dem ein Pflanzengewebe getötet wird, weder mit dem einen noch mit dem anderen Punkte übereinstimmt, zog die Mezsche Schule den Schluß, der Todespunkt sei von diesen die Zellflüssigkeit als Lösung betreffenden Gesetzmäßigkeiten unabhängig und würde von spezifischen Eigenschaften des Protoplasten bestimmt.

Maximow[7]) erzielte ähnliche Versuchsergebnisse, äußerte darüber aber eine wesentlich andere Anschauung. Nach seinen Deutungen kann das erste Minimum der Abkühlungsgeschwindigkeit ein Kunstprodukt der Versuchsmethode sein und das zweite dem eigentlichen Gefriervorgange der Gewebsflüssigkeit entsprechen.[8]) Aus der von ihm festgestellten Tatsache, daß die mehr oder minder scharfe Ausprägung des ersten Minimums mit der Menge der Interzellularflüssigkeit variiert, deutete er auch das erste Minimum als das Gefrieren der Interzellularflüssigkeit.[9]) Das intrazelluläre Wasser kann sich diesem ersten Gefrieren nicht sofort anschließen. Der mit fallender Temperatur steigende Diffusionswiderstand des Protoplasmas[10]) verhindert es und wird erst nach weiterer Abkühlung durch weiter erhöhte Dampfdruckdifferenz zwischen Zelle und Interzellularraum überwunden, wodurch das zweite Minimum der Abkühlungsgeschwindigkeit zum Ausdruck kommt.

Die größere Abkühlungsgeschwindigkeit zwischen den beiden Minima entspricht also einer Verzögerung des schon mit dem ersten Minimum begonnenen Gefriervorganges, die durch die Eigenschaften des Protoplasten verursacht ist. Ferner beweist die Form der Abkühlungskurve nach dem zweiten Minimum, daß das Gefrieren nicht plötzlich, sondern langsam erfolgt, und daß die Menge des Wassers, welches durch das interzelluläre Gefrieren aus der Zelle austritt, sowohl von der Temperatur als auch von Eigenschaften der Zelle abhängig ist und bei geeigneterer Temperatur, bei der eine relativ geringe interzelluläre Dampfdruck-

[1]) Voigtländer, s. S. 492. 1909.
[2]) Apelt, s. S. 492. 1907.
[3]) Rein, s. S. 492. 1908.
[4]) Rein, s. S. 492. 1908.
[5]) Molisch, H., Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen, Jena 1897, 19.
[6]) Maximow, N. A., Experimentelle und kritische Untersuchungen über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen. Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 53, 1914, 327.
[7]) Maximow, s. [6]). 1914.
[8]) Maximow, s. [6]). 1914, 374.
[9]) Maximow, s. [6]). 1914, 376.
[10]) Krabbe, G., Über den Einfluß der Temperatur auf die osmotischen Prozesse lebender Zellen. Pringsheims Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 29, 1896, 441.

erniedrigung den Diffusionswiderstand des Protoplasten nur eben überwindet, auch als Funktion der Zeit zum Ausdruck kommen kann.

Aus diesen Erkenntnissen sollen nach Maximow[1]) die Untersuchungsergebnisse der Mezschen Schule auch im Sinne der Müller-Thurgauschen Theorie zu erklären sein. Der „Todespunkt" könne je nach dem Austrocknungsgrad, den die Pflanzenzelle erträgt, mehr oder weniger vom zweiten Minimum der Abkühlungsgeschwindigkeit entfernt liegen.

Diese Maximowsche Deutung ist nicht restlos überzeugend. Er sagt selbst, daß die Ausprägung des ersten Minimums der Abkühlungsgeschwindigkeit von der Menge der Interzellularflüssigkeit abhängig sei. Warum soll nicht auch das zweite Minimum dadurch ausgeprägt werden, daß durch irgendeinen Vorgang größere Mengen Flüssigkeit für das Gefrieren zur Verfügung stehen. Die „Überwindung des Diffusionswiderstandes" müßte nach dem ersten Minimum der Abkühlungsgeschwindigkeit in einer harmonischen Kurve verlaufen. Die zweite Störung der Kurve zeugt vielmehr dafür, daß plötzlich eine vergrößerte Menge Wasser gefrieren kann, daß vielleicht eine plötzliche Verkleinerung der Adsorptionsfläche vorhergegangen ist oder daß bei konstanter Adsorptionsoberfläche sich plötzlich die Ionenladungen der durch Adsorption in ihrer Beweglichkeit gehinderten Lösung geändert hat. Dieses ist zwar auch eine Verringerung des Diffusionswiderstandes aber keine „Überwindung".

6. Das Erfrieren ohne Gefrieren

Müller-Thurgau[2]) machte den Vorschlag, den Ausdruck „Erfrieren" nur für diejenige Tötung der Pflanzenzelle zu verwenden, die mit dem Gefrieren, der Eisbildung, im Zusammenhang steht. Pfeffer[3]) glaubte, daß es zweckmäßiger sei, wie Molisch[4]) jede Tötung, die durch inframinimale Temperaturen verursacht ist, als Erfrieren zu bezeichnen und „ein Erfrieren mit und ohne Eisbildung zu unterscheiden".

Schon Bierkander[5]) nannte Pflanzen, die ohne Gefrieren „erfrieren" können. Nach der Göppertschen Anschauung[6]) versiegt wie beim Gefrieren auch ohne dasselbe bei inframinimalen Temperaturen „die Lebenskraft". In Abhandlungen von De Candolle (1838) und Hardy (1850) sind eine Reihe von Gewächsen wärmerer Klimate angeführt, die bei niederen Temperaturen ohne Gefrieren zugrundegehen.[7]) De Candolle betonte den Unterschied zwischen physikalischen und physiologischen Ursachen des Kältetodes. Der Kältetod erster Art ist der Gefriertod. Der Kältetod auf Grund physiologischer Ursachen wird von Pflanzen wärmerer Klimate demonstriert, die schon bei Temperaturen über dem Gefrierpunkte des Wassers leiden und absterben. Aus De Candolles Darstellung ist auf eingehende Beobachtungen zu schließen, nach denen der Kältetod letzterer Art sowohl von der Intensität des Temperaturfaktors als auch von der Dauer der Einwirkung abhängig ist. Von der Konstellation der übrigen ökologischen Bedingungen kann dieses Verhältnis in dem Sinne variiert werden, daß die Pflanzen in Abhängigkeit von der Umwelt gegen Zeiten tieferer Temperaturen resistent oder empfindlich sind. Er stellte die Forderung, zu untersuchen, ob bei niede-

---

[1]) Maximow, s. S. 493. 1914.

[2]) Müller-Thurgau, H., Über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen. Landw. Jahrb. Bd. 15, 1886, 496.

[3]) Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie Bd. 2, 1904, 298.

[4]) Molisch, H., Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen, Jena 1897.

[5]) Bierkander, Cl., Bemerkungen über einige Gewächse und Bäume, die bei größerer und geringerer Kälte am Abo beschädigt und getötet werden. Königl. schwed. akad. Abhandl. für das Jahr 1778, zit. nach Göppert: Über die Wärmeentwicklung in den Pflanzen, deren Gefrieren und die Schutzmittel gegen dasselbe, Breslau 1830.

[6]) Göppert, Über Wärmeentwicklung in den Pflanzen, deren Gefrieren usw. Breslau 1830.

[7]) Zit. nach einem Referat in der Bot. Zeitg. **12**, 1854, 202—203.

ren Wärmegraden „die Zusammensetzung der Flüssigkeiten" in der Pflanze verändert werden könne, oder „ob es bloß der Mangel an Wärme sei, welcher eine Störung im Haushalte der Pflanze hervorbrächte, etwa indem derselbe Blatt- oder Wurzelbildung verhinderte oder die Ausdunstung veränderte".

Die ersten Versuche, die hierüber experimentelle Aufklärung brachten, waren von Sachs[1]) angestellt worden. Aus diesen ging hervor, daß Pflanzen bei niedrigen Boden- und Lufttemperaturen durch Transpiration eine größere Menge Wasser verlieren können, als sie aus dem Boden aufzunehmen imstande sind, und daß sie dabei durch starkes Welken geschädigt werden. Wird der Boden bis zu einer normalen Temperatur des Wachstums erwärmt, dann hat der Aufenthalt der Pflanzen in niedrigen Lufttemperaturen keinen Schaden zur Folge.[2])

Auf die Möglichkeit, daß bei Temperaturen über dem Gefrierpunkte des Wassers Pflanzen auch gefrieren können, machte schon Sachs 1860[3]) aufmerksam. Nachts verliert die Pflanze bei klarem Himmel durch Ausstrahlung so viel Wärme, daß es ohne entsprechend tiefe Umgebungstemperatur in ihrem Innern zur Eisbildung kommen kann. Dieses Argument wurde immer wieder in die Debatte geworfen und so war die Frage, ob Pflanzen bei niedrigen Temperaturen direkt und ohne Gefrieren getötet werden, sehr umstritten. Der Nachweis von Kunisch[4]), daß Koleuspflanzen auch dann bei niederen Wärmegraden geschädigt werden, wenn man nach Möglichkeit die Transpiration und die Wärmeausstrahlung verhindert, wurde von Molisch[5]) als nicht beweiskräftig angesehen. Mit eigenen Untersuchungen kam er aber selbst zu ähnlichen Ergebnissen. Aus diesen ging hervor, daß Pflanzen bei Temperaturen von $+1^0$ C bis $+2{,}5^0$ C auch infolge der Kälte absterben können, wenn die Transpiration und die Wärmeausstrahlung ausgeschlossen sind.[6])

Molisch[7]) verwendete zu seinen Versuchen Pflanzen, die in wärmeren Gegenden ihre Heimat haben. Man könnte aus diesem Umstand den Schluß ziehen, das Erfrieren ohne Gefrieren sei eben eine Eigenart tropischer Pflanzen. Aus den Angaben Molischs ist auch zu lesen, daß, was De Candolle schon andeutete, die Tötung nicht allein eine Funktion der Temperatur sondern auch der Zeit ist, wobei empfindliche Pflanzen bzw. Pflanzenteile nach kürzerer Dauer einer bestimmten Temperatureinwirkung leiden als relativ resistentere. Ob auch nichttropische Pflanzen ohne Eisbildung erfrieren können, ist noch nicht bewiesen. Es liegt aber kein Grund vor, den Unterschied tropischer und nichttropischer Pflanzen bezüglich der Temperaturverträglichkeit prinzipiell statt graduell anzunehmen. Vielleicht liegt für letztere das Temperatur-Zeitverhältnis, das wir mit kälteempfindlichen tropischen Pflanzen erfassen können, in praktisch erkennbaren Größen in einem Temperaturbereich, in wel-

[1]) Sachs, J., Ber. über die physiol. Thätigkeit an der Versuchsstat. Tharandt. III. Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. Die landw. Versuchsstat. Bd. 2, 1860, 167.

[2]) Auf der Seite 482 haben wir beschrieben, daß der Erfolg des Gärtnerbrauches, die Pflanzen vor dem Auftauen mit Wasser zu bespritzen, um sie vor dem Kältetode zu schützen, nicht mit einem langsamen Auftauen zu erklären ist. Vielleicht ist der Erfolg solcher Maßnahmen darauf zurückzuführen, daß durch das Bespritzen die Transpiration der Pflanze verzögert wird, so daß der Boden sich erwärmen kann, ehe die Störung oder, besser bildlich gesprochen, das Abreißen des Transpirationsstromes der Pflanze zum Nachteil gereicht. In vielen Fällen wird es genügen, die Pflanze zu beschatten.

[3]) Sachs, J., Gesammelte Abhandlungen, 1892, S. 39.

[4]) Kunisch, H., Über die tödtliche Einwirkung niederer Temperaturen auf die Pflanzen. Inaug.-Diss., Breslau 1880.

[5]) Molisch, s. S. 494. 1897.

[6]) Molisch, H., Das Erfrieren der Pflanzen bei Temperaturen über dem Eispunkte. Sitzungsber. d. Kaiserl. Akad. d. Wissensch. zu Wien Bd. 105, Abschn. I, Februar 1896; s. a. [5]).

[7]) Molisch, s. [5]) und [6]).

chem es von der Wirkung des Gefrierens überdeckt wird. Vielleicht kann eine Pflanze, die uns durch das Gefrieren getötet erscheint, in Wirklichkeit das Gefrieren bei einer bestimmten Temperatur ertragen und wird dabei durch direkte Wirkung der tiefen Temperatur vernichtet.

Was ist das Erfrieren? Molisch nimmt an, daß das Erfrieren ohne Gefrieren „auf durch niedere Temperaturen hervorgerufene Störungen im Stoffwechsel der lebenden Substanz zurückzuführen ist".[1]) Auch Sellschop und Salmon[2]) kamen in neuerer Zeit nach umfangreichen Untersuchungen zu einer Schlußfolgerung, wie sie schon von Molisch[3]) formuliert worden war.

Vorläufig können wir uns aber nichts unter diesen Erklärungen vorstellen. Schon die Fragen, ob die Störung des Stoffwechsels während der Kälteeinwirkung gegeben ist, oder ob die Kälte eine destruktive Zustandsänderung der Zelle induziert, als deren sekundäre Folge eine Stoffwechselstörung bei nachfolgenden normalen Temperaturverhältnissen eintritt, können wir heute noch nicht beantworten. Zu der zweiten Annahme ist man bei einer Beurteilung der Beobachtungen von Möbius[4]) geneigt, der sehr kälteempfindliche Pflanzen und Pflanzenteile für ein bis zwei Minuten Temperaturen unter Null aussetzte, wobei diese nicht gefroren, aber dennoch später Kälteschäden zeigten oder wegen der Abkühlung ganz zugrunde gingen. Möbius nannte diese Erscheinungen „Erkältung der Pflanze", gab aber keine nähere Erklärung, sondern bemerkte lediglich: „Man könnte hier von Störungen in der Plasmastruktur und dergleichen sprechen, aber das sind nur Worte, mit denen wir nichts anfangen können."

7. Rückblick und Ausblick über die Kältetodforschung

Wenn man am Ende eines Studiums der Literatur über den Kältetod der Pflanzen die Frage nach einer kurz formulierten Beschreibung der Natur des Kältetodes stellt, dann ist die Frage nicht zu beantworten. Der Mangel ist nicht damit zu erklären, daß vielleicht dieses Gebiet der botanischen Forschung nicht genügend bearbeitet worden wäre. Vielmehr haben sich viele Forscher mit umfangreichen Arbeiten um die Lösung der Rätsel bemüht. Die Kältetodforschung hat auch immer im Vordergrunde der biologischen Interessen gestanden. Die Frage ist nur deshalb nicht zu beantworten, weil sie an sich falsch ist. Es muß zunächst danach gefragt werden, welche Zustandsänderungen in der Pflanzenzelle zu erwarten sind, wenn sie auf diese oder jene Temperatur abgekühlt wird. Und dann kommt eine zweite Frage, ist die Pflanze imstande, diese Zustandsänderungen zu ertragen.

Als sichere Änderung ist die Eisbildung, der Wasserverlust der Zellkolloide als Folge des Gefrierens und schließlich auch die Konzentrationsänderung der Salzlösung zu erwarten, die man aus der Überlegung der einfachsten physikalischen Gesetzmäßigkeiten als Tatsache annehmen muß.

Die eigentliche Todesursache, die in der Folge der Eisbildung eintritt, wird

---

[1]) Molisch, Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei, Jena 1922.

[2]) Sellschop, I. P. F. and Salmon, S. C., The influence of chilling, above the freezing point on certain crop plants. Journ. Agric. Res. Bd. 37, 1928, 315.

[3]) Molisch, s.[1]). 1922.

[4]) Möbius, M., Die Erkältung der Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 25, 1907, 67.

mit den Kältetodtheorien von Frank[1]), Müller-Thurgau[2]), Molisch[3]), Fischer[4]) einerseits und Gorke[5]), Lidforß[6]) und Schaffnit[7]) andererseits nicht genügend erklärt. Alle diese Theorien setzen voraus, daß mit einem bestimmten Grad der Entwässerung der Zelle die Bedingungen der Todesursache gegeben seien. Dem steht die Tatsache entgegen, daß es für den Grad der Entwässerung der Zelle gleichgültig ist, ob die Eisbildung intrazellulär oder interzellulär erfolgt, daß aber in der Wirkung der beiden Eisbildungsarten ein großer Unterschied sein kann, wie wir es an den Maximowschen-Åkermannschen Versuchen sehen können.[8]) Dort war der Druck des Eiskörpers in der Zelle eine Todesursache. Wir können aber auch nicht die Maximowsche Theorie[9]) universell an die Stelle der anderen setzen, denn es stehen ihr manche Beweise gegenüber, wie die Versuche aus den umfangreichen Arbeiten Åkermanns[10]) mit winterannuellem Getreide, aus denen hervorgeht, daß das Absterben vom Grade der Entwässerung abhängig sein kann.

Es ist offenbar möglich, daß verschiedenen Eisbildungsarten und ihren Folgen auch verschiedene Tötungsvorgänge entsprechen, welche lediglich eine Ursache, den Wärmeverlust der Pflanze, gemeinsam haben. Die Pflanzenzelle, die gegen eine Eisbildung in ihrem Innern empfindlich ist, dagegen einen weitgehenden Wasserentzug erträgt, dürfte an den mechanischen Folgen der Eisbildung zugrunde gehen. Dagegen kann ein Tod, der durch extrazelluläre Eisbildung verursacht ist, ein Austrocknungstod sein, wenn die Pflanzenzelle kein weitgehendes Austrocknen erträgt. Ferner können bei extrazellulärer Eisbildung in den Interzellularen durch den Druck, den die wachsenden Eiskristalle oder Eisdrusen auf die Zellen ausüben, diese durch mechanisch bewirkte Koagulation des Plasmas zerstört werden.[11]) Und schließlich steht nichts der Annahme entgegen, daß die Gorkesche Vorstellung[12]) für den einen oder anderen Fall zur Erklärung herangezogen werden kann, wenn die Pflanze gegen eine Konzentrationserhöhung ihres Zellinnern empfindlich ist.

Eigenartig ist die Geschichte der Sachschen Kältetodtheorie.[13]) Nachdem mit einer ganzen Reihe von Untersuchungen nachgewiesen worden war, daß die Vorstellung nicht den Tatsachen entspricht[14]), wurde die Beobachtung des Altmeisters der Botanik, das Phänomen, auf dem er seine Theorie aufbaute, bestätigt.[15]) Nach der nun einwandfreien Erkenntnis, daß nach einer Kältewirkung

[1]) S. 486. [2]) S. 486. [3]) S. 487. [4]) S. 487. [5]) S. 488. [6]) S. 488. [7]) S. 489. [8]) S. 489. [9]) S. 489.

[10]) Åkermann, A. u. Lindberg, J., Studien über den Kältetod und die Kälteresistenz der Pflanzen nebst Untersuchungen über die Winterfestigkeit des Weizens, Lund 1927; siehe auch: Maximow, N. A., Internal factors of frost and drought resistance in plants. Protoplasma Bd. 7, 1929, 259; Tumanow, J. J. u. Borodin, J. N., Untersuchungen über die Kälteresistenz von Winterkulturen durch direktes Gefrieren und indirekte Methoden. Phytopathol. Zeitschr. Bd. 1, 1930, 575; Balde, H., Vergleichende chemische und refraktometrische Untersuchungen an Weizenkeimlingen unter Berücksichtigung der Frosthärte der untersuchten Sorten. Angew. Botanik Bd. 12, 1930, 177; Fuchs, W., Weiteres zur Bestimmung der Kälteresistenz des Winterweizens durch indirekte Methoden. Wissensch. Arch. f. Landw. Abt. A, Bd. 3, 1930, 692; Tumanow, J. J., Das Abhärten winterannueller Pflanzen gegen niedrige Temperaturen. Phytopathol. Zeitschr. Bd. 3, 1931, 303.

[11]) Siehe Maximow und Lepeschkin S. 489.

[12]) S. 480. [13]) S. 480. [14]) S. 480—482. [15]) S. 483.

von einer bestimmten Intensität es von der Art des Auftauens abhängt, ob die Pflanze lebt oder getötet wird, stehen wir vor einem Rätsel. Ohne uns die Einzelheiten vorstellen zu können, müssen wir annehmen, daß unter Umständen auch Vorgänge beim Auftauen eigentliche Todesursachen des Kältetodes der Pflanzen sind.

Weder die Eisdrucktheorie noch die Elektrolytfällungstheorie sind imstande, die Erscheinung zu erklären. Auch vom Standpunkte der Austrocknungstheorie, oder besser gesagt, Wasserentziehungstheorie ist eine Deutung mit Schwierigkeiten verknüpft. Denn es liegt die Tatsache fest, daß die Wasserentziehung an sich in einem solchen Falle die Zelle nicht tötet. Ein Verlust des Adsorbtionsvermögens für Wasser kann nicht vorliegen, denn die Zelle nimmt ja bei langsamem Auftauen das Wasser wieder auf.

Ein zweites ungelöstes Problem der Kältetodforschung ist, wie es schon aus unseren Besprechungen im Abschnitt „Erfrieren ohne Gefrieren" hervorgeht, die direkte Beeinflussung der Beständigkeit des Protoplasten, die destruktive Zustandsänderung des Portoplasmas in direkter Abhängigkeit von der tiefen Temperatur. Man wird dabei an das Pfeffersche „Ultraminimum"[1]) oder an das Mezsche „spezifische Minimum"[2]) erinnert[3]), Vorstellungen, welche mit einer direkten Einwirkung der tiefen Temperatur auf den Protoplasten rechnen, die keine direkte Beziehung zur Eisbildung hat.

In der gesamten Literatur über den Kältetod der Pflanzen ist bisher die Frage, ob auch ohne Eisbildung mit fallender Temperatur das Protoplasma seine Eukolloidität verliert, umgangen worden. Über die erste Schranke, den naheliegenden Vergleich mit dem Verhalten des in Wasser dispergierten Eiweißkolloides, das mit fallender Temperatur an Beständigkeit gewinnt[4]), ist man in der Betrachtung nicht hinausgekommen. Das Protoplasma ist aber schließlich kein Eiweiß-Wasser-Kolloid, sondern wird als eine lockere Verbindung von Proteiden und Lipoiden angenommen.

Sei es nun, daß dieses „komplexe chemisch heterogene System"[5]) „als disperse Phase umgeben von den für den lyophilen Zustand charakteristischen vergleichsweise mächtigen Wasserhüllen im Lösungsmittel schweben, das seinerseits kein reines Wasser ist, sondern alle möglichen Stoffe, Salze bzw. deren Ionen, auch organische Stoffe enthält"[6]), oder sei es, daß es als molekular heterogene, aber kolloidal homogene Substanz, in der Wasser molekular gelöst ist, das Dispersionsmittel für gröbere Protoplasmaeinschlüsse darstellt[7]), oder möge man noch

[1]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. 2, 1904, 314.

[2]) Mez, C., Neue Untersuchungen über das Erfrieren eisbeständiger Pflanzen. Flora oder Allgem. Bot. Zeitg. Bd. 94, 1905, 89.

[3]) Die Mezsche Kältetodtheorie wurde von Maximow zu widerlegen versucht. Wie wir auf der Seite 494 dieses Handbuches ausgeführt haben, ist die Maximowsche Deutung nicht restlos überzeugend. — Mitunter gewinnt man aus der „referierenden" Literatur den Eindruck, als ob Mez die alte Göppertsche Richtung wieder aufgenommen hätte. Göppert war von der „*vis vitalis*" überzeugt und hat den Standpunkt des Vitalisten noch kurz vor seinem Tode mit leidenschaftlichem Ausdruck vertreten. Das spezifische Minimum hat mit der Lebenskraft nichts zu tun. — Verdienstvoll ist an den Arbeiten der Mezschen Schule, daß sie der Anlaß zu einer Reihe kritischer Arbeiten waren, mit denen die Kältetodforschung wieder flott wurde, die durch Müller-Thurgaus Theorie einseitig festgefahren war.

[4]) Lepeschkin, W. W., Zur Kenntnis der Einwirkung supramaximaler Temperaturen auf die Pflanze. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 30. Bd., 1912, 703.

[5]) Benecke-Jost, Pflanzenphysiologie, Jena 1924, 12.

[6]) Benecke-Jost, s. [5]). 1924, 17.

[7]) Lepeschkin, W. W., Kolloidchemie des Protoplasmas, Berlin 1924.

andere Deutungen der Struktur des Proplasmas heranziehen, auf jeden Fall ist die Zersetzung dieser lockeren Molekülverbindung die „Hauptursache des Überganges der lebenden Materie in den leblosen Zustand".[1])

Für den Vergleich zum Verhalten des Protoplasmas haben wir also auch die Temperaturabhängigkeit der Lipoide heranzuziehen. Über das Verhalten der Protoplasmalipoide bei niederen Temperaturen ist noch nichts bekannt, und es wäre ein überflüssiges Spielen mit Worten, wenn wir über die Grenzen der bisherigen Forschung hinaus Betrachtungen anstellen würden. Es genügte uns, die richtunggebenden Untersuchungen über den Kältetod der Pflanzen in einer Darstellung kritisch beleuchtet und sowohl auf die Schwierigkeiten an der Grenze des Wissens als auch auf einen bisher noch unbeschrittenen Weg, auf dem sich vielleicht manche Rätsel lösen lassen, hingewiesen zu haben.

Die mechanischen Kältewirkungen

1. Vorbemerkungen

Mechanische Kältewirkungen sind Zerstörungen des Gewebeverbandes der Pflanzenzellen, die nicht mit einer Tötung der Zellen verknüpft sein müssen. Das Vorkommen ist sowohl an assimilierenden Pflanzenteilen als auch am Achsenkörper und am Rindensystem beobachtet worden.

Nicht immer haben die Folgen mechanischer Kältewirkungen eine wirtschaftliche Bedeutung. Manchmal sind Mißbildungen oder Infektionskrankheiten Folgeerscheinungen der Verwundungen. Weil auch aus anderen Gründen ähnliche Verwundungen mit ähnlichen Folgen entstehen können, werden spezielle Fälle in anderen Teilen dieses Handbuches eingehend behandelt. Hier sollen die Probleme nur allgemein besprochen werden, soweit sie im Rahmen der pflanzenschädlichen Kältewirkungen interessieren.

2. Mechanische Kältewirkungen an krautigen Pflanzenteilen

Nach Kältewirkungen kann man mitunter an Laubblättern kleine blasige Abhebungen der Epidermis beobachten (Frostblasen), an denen bisweilen auch die subepidermalen Schichten beteiligt sind, die sich von dem zartwandigen Parenchym des Blattfleisches oder dem derberen der Blattrippen gelöst haben. An der Stelle einer weitläufigen Beschreibung geben wir die Abbildung[2]) des Querschnittes einer Frostblase am Apfelblatt (Abb. 91).

O zeigt die Oberseite, *U* die Unterseite an. *M* ist die Mittelrippe, *s* eine stärkere Seitenrippe. In der Rippe bildet der halbmondförmige Holzkörper mit seinen zahlreichen Gefäßen (*g*) den Hauptbestandteil. Oberseits grenzt dann eine chlorophyllose, dem Markkörper der Achse entsprechende, dünnwandige Parenchymschicht (*m*) an, welche von derbwandigen, kollenchymatischen Zellen (*c*) gedeckt wird; diese sind um so reichlicher entwickelt, je stärker die Rippe ist. Das Kollenchym tritt als feste Leiste über den nur aus Blattfleisch bestehenden Teil der Blattfläche etwas hervor. Das Blattfleisch zeigt die gewöhnliche Gliederung in Palisaden- (*p*) und Schwammparenchym (*sp*). Von diesen chlorophyllführenden Schichten reicht das Palisadenparenchym nicht über das Gefäßbündel oberseits hinweg, sondern keilt sich

[1]) Lepeschkin, W. W., Über physikalisch-chemische Ursachen des Todes. Biol. Zentralbl. Bd. 46, 1926, 490.

[2]) Aus Sorauer, P., Frostblasen an Blättern. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1902, 44.

beiderseits aus, so daß es in kurzer, einschichtig werdender Zellage (*br*) zwischen dem Kollenchym und Parenchym des Rippenkörpers ausmündet. Das Schwammparenchym dagegen läuft auf der Unterseite über dem Gefäßbündelkörper fort und bildet den Rindenteil der Rippe, in welchem, wie in der Zweigrinde, Oxalatkristalle (*o*) in halbmondförmiger Reihe zu finden sind. Die Epidermis (*e*) deckt zunächst gleichmäßig das ganze Blatt.

Die mechanischen Frostwirkungen zeigen sich hier in der für die Mehrzahl unserer Pflanzen typischen Form, indem auf der Blattoberseite über dem Gefäßbündel der stärkeren Rippen das kollenchymatische Gewebe sich vom parenchymatischen abhebt; dadurch wird eine Lücke (*l'*) gebildet. Auf der Blattunterseite hat sich an den Böschungen des stark hervortretenden Rippenkörpers das Schwammparenchym von dem Rindenkörper der Rippe abgelöst, so daß zu beiden Seiten derselben luftführende Hohlräume (*h*) entstehen.

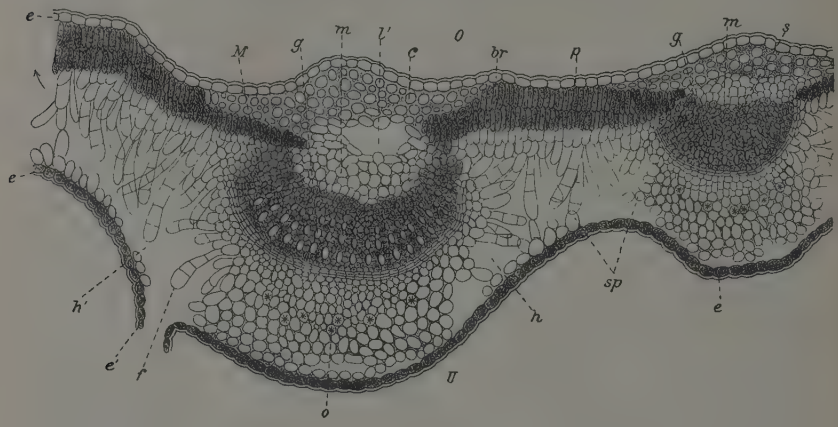


Abb. 91. Querschnitt durch eine Frostblase am Apfelblatt. Orig. Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

Eine Erklärung über die Bildung der Hohlräume gab Sorauer.[1]) Das jugendliche noch hyponastische, mit den Rändern nach oben gehobene Blatt zieht sich bei der Frostwirkung sowohl von oben nach unten als auch tangential zu beiden Seiten der Mittelrippe zusammen. Dabei muß die muldenförmige Krümmung stärker, d. h. die Spannung der Unterseite größer werden. Dieselbe äußert sich in einer Zerrung nach den emporgehobenen Rändern hin (siehe die Pfeilrichtung links in der Abb. 91). An den Böschungen der Rippen muß die Zerrung am stärksten sein und kann unter Umständen bis zum Zerreißen der Epidermis (*e'*) führen.

Wenn nun das Auftauen stattfindet, bleibt die Folge der Frostwirkung in einer Überverlängerung der gezerrt gewesenen Gewebe bestehen. Denn die Gewebe sind wohl dehnbar, aber nicht vollkommen elastisch. Namentlich die am meisten gespannt gewesene untere Epidermis ist länger geworden und übt nun den Druck auf das darunter liegende Schwammparenchym nicht mehr in derselben Stärke wie früher aus. Das Schwammparenchym antwortet sofort auf diese Lockerung dadurch, daß es schlauchförmig auswächst. Wenn die Epidermis zur Zeit der stärksten Spannung entzwei gerissen ist, bilden die

[1]) Sorauer, s. S. 499. 1902.

überverlängerten Rißbänder (*e'*) eine kraterförmige Öffnung, nach welcher die fadenförmig sich ausbildenden Schwammparenchymreihen (*f*) hinwachsen.[1])

Sachs[2]), Prillieux[3]), Müller-Thurgau[4]) und Molisch[5]) hatten solche Hohlräume auch in Stengeln und Blattstielen beobachtet und deuteten ihr Zustandekommen in ähnlicher Weise wie Noack[6]) das Entstehen der Frostblasen im Gegensatz zu Sorauer[7]) erklärt. Die Eiskristalle können bei interzellulärer Eisbildung zu größeren Körpern anwachsen und dabei größeren Raum beanspruchend durch Druck den Gewebsverband lösen. Nach dem Auftauen bleiben dann die Hohlräume als Gewebezerklüftung bestehen.

Ob die Sorauersche[8]) oder die zuletzt von Noack[9]) vertretene Anschauung den Tatsachen entsprechen, kann heute noch nicht entschieden werden. Überzeugend sind für beide Theorien sowohl Sorauers Beschreibungen der anatomischen Befunde, als auch die Schilderungen der anderen Autoren. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß in einem Fall Gewebezerstörungen durch mechanische Gewebezerrungen entstanden und in einem anderen Falle die Bildung von Eisdrusen primäre Ursachen der Gewebezerstörungen sind. Denkbar ist auch ein Zusammenwirken beider Faktoren.

Wenig beachtete und daher auch wenig bearbeitete Kälteschäden sind die Kutikularsprengungen an Blättern, die Sorauer beschrieben hat[10]) und auf mechanische Frostwirkung, d. h. Begleiterscheinungen der Gewebezerrungen zurückführt.

Bei Versuchen mit Topfexemplaren von früh angetriebenen Eichen wurde festgestellt, daß an oberflächlich leicht gebräunten oder auch noch grünen, also sicherlich noch wenig geschädigten Blättern unterseits eine vielfach unterbrochene, schwarze, äußerst zarte Saumlinie sich einstellt, die den Eindruck macht, als ob stellenweise feinste Rußteilchen sich angesetzt hätten. Bei stärkerer Vergrößerung war zu erkennen, daß diese Saumlinie aus kleinen Abschülferungen der äußersten Kutikulardecke besteht, welche durch ihren körnigen Zerfall die Luft festhält und dadurch schwarz erscheint.

Es stimmt dieser Befund mit Wahrnehmungen überein, die Sorauer bei der Buche nach natürlichen Spätfrösten beobachtet hatte und auch bei Eichen im Freien nachweisen konnte. Zum Zustandekommen derartiger kaum merkbarer Kutikularsprengungen müssen übrigens noch besondere Umstände mitwirken, die hier im Versuch zufällig vorhanden gewesen, aber

[1]) Siehe auch: Solereder, H., Über Frostblasen und Frostflecken an Blättern. Zentralbl. f. Bakt. u. Parasitenkunde Bd. 2, 1904, 253.

[2]) Sachs, J., Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen und Krystallbildung bei dem Gefrieren und Veränderung der Zellhäute beim Aufthauen saftiger Pflanzentheile. Ber. über die Verhandl. d. Königl. Sächs. Ges. d. Wissensch. zu Leipzig 1860.

[3]) Prillieux, E., Sur la formation de glaçons à l'intérieur des plantes. Ann. d. scienc. natur. V. Serie, vol. 13, Botanique T. XII, 125.

[4]) Müller-Thurgau, H., Über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen. Landw. Jahrb. Bd. 9, 1880, 133; Bd. 15, 1886.

[5]) Molisch, H., Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen, Jena 1897.

[6]) Noack, F., Über Frostblasen und ihre Entstehung. Zeitschr. f. Pflanzenkr. Bd. 15, 1905, 29.

[7]) Sorauer, s. S. 499. 1902.

[8]) Sorauer, P., s. [7]). 1902 u. Sorauer, P., Die mechanische Wirkung des Frostes. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 24, 1906, 43.

[9]) Noack, s. [6]). 1905.

[10]) Sorauer, P., Experimentelle Studien über die mechanischen Wirkungen des Frostes bei Obst- und Waldbäumen. Landw. Jahrb. Bd. 35, 1906, 469.

bei anderen Versuchen und in der freien Natur nicht immer wirksam zu sein scheinen. Denn an manchen Lokalitäten konnte man bald nach Spätfrösten solche verletzten Eichenblätter finden, in anderen aber nicht. Sicherlich gehört ein bestimmter Turgeszenzzustand des Blattes dazu. Nach feuchten sonnigen Tagen scheinen sie regelmäßig aufzutreten.

Bei anderweitigen Brüchen der Kutikula (an Kernobstfrüchten) waren in der Bruchfurche mitunter Pilzsporen zu finden, und es dürfte daher sehr nahe liegen, anzunehmen, daß solche Pilzsporen Gelegenheit haben, zu keimen und ihre Keimschläuche in das Organ einzusenken. Auf diese Weise würde sich also erklären, weswegen gänzlich gesund aussehende Blätter und Früchte nach leichten Frühjahrsfrösten später einer Pilzinfektion anheimfallen.[1])

Eine Beschädigung der Epidermis durch Frost kann nach Novikov[2]) auch in anderer Art zustande kommen. Er beobachtete, daß die Epidermis von Pflanzen mit behaarten Blättern im Gegensatz zu solchen mit unbehaarten Blättern nach einem Regen nicht unter Frost litten, und nimmt an, daß an unbehaarten Blättern, die vom Regen benetzt wurden, durch das Gefrieren des Wassers auf der Oberfläche die Epidermis verletzt werden und die Pflanzen schließlich durch Austrocknen zugrunde gehen können.

Das Abfallen des Laubes ohne Mitwirkung von Herbstfrösten ist die normale Form des herbstlichen Laubfalles, der senile Tod.[3])

Aus dem senilen Blattapparat wandern allmählich viele plastische sowie wichtige mineralische Stoffe in den Stamm zurück und kommen bei der nächsten Vegetationsperiode zu neuer Verwendung. Stirbt das Blatt aus irgendeiner Ursache vorzeitig oder wird es vorzeitig abgeworfen, dann erleidet der Baum einen Verlust an Vorrat seiner mineralischen und organischen Bausubstanz, der beim normalen senilen Ausleben der Blätter nur von geringer Bedeutung ist.[4])

Dem normalen Blattabwurf geht die Ausbildung einer Gewebezone am Blattstielpolster zu einer charakteristischen Trennungsschicht voraus. Treten tödliche Frostgrade im Herbste zu einer Zeit auf, in welcher das Blatt seine Trennungsschicht noch nicht weit genug ausgebildet hat, der Baum also von seiner Vegetationsruhe noch weit entfernt ist, dann bleibt das tote Laub über Winter an den Zweigen oder es bleibt im erfrorenen und vertrockneten Zustande nur bis zum Eintritt einer wärmeren Herbstperiode hängen, die dann oft noch die Trennungsschicht ausbildet.

Im Gegensatz zu dieser Abweichung vom normalen Blattfall, die als eine Folge des Kältetodes der Blattzellen beurteilt werden muß, ist folgende eine mechanische Kältewirkung.

Zur Zeit des ersten Nachtfrostes sieht man frühmorgens, wenn der Reif noch liegt, selbst bei windstillem Wetter, sobald die Sonne heraufkommt, die Blätter der Bäume abbrechen. v. Mohl[5]) fand in solchen Fällen die Blattnarben der

[1]) Voglino, P., L'azione del freddo sulle piante coltivate, specialmente in relazione col parassitimo dei funghi. Atti Accad. di Torino XLVI.

[2]) Novikov, V. A., Relation of spring sowings to springs frosts. Journ. of Agr. Sc. of S.-E. of U. S. S. R. Journ. of Exp. Stat. of dry regions of U. S. S. R. Bd. IX, 1932, II.

[3]) Laubert, Laubfall und Wetter im November 1919. Deutsche Landw. Presse Bd. 47, 1920, 17.

[4]) Schultze, B., Studien über die Stoffwandlungen der Blätter von *Acer Negundo L.*, 76. Versamml. d. Ges. deutsch. Naturforscher; vgl. Zentralbl. f. Agrikulturchemie 1906, 35; Fruwirth, C. u. Zielstoff, W. ‚Die herbstliche Rückwanderung von Stoffen bei der Hopfenpflanze. Landw. Versuchsstat. Bd. 55, 1901, 9; vgl. Bot. Jahresber. 1901, 161.

[5]) v. Mohl, H., Über die anatomischen Veränderungen des Blattgelenkes, welche das Abfallen der Blätter herbeiführen. Bot. Zeitg. 1860, 16.

abgefallenen oder gerade in der Ablösung begriffenen Blätter bei einer Anzahl von Pflanzen mit einer dünnen Eisschicht bedeckt. Manchmal waren die Blätter nur noch durch die Eiskristalle mit ihrer Narbe verbunden. Diese Eiskristalle werden in der Trennungsschicht der Blätter gebildet. Ihre säulenförmige Beschaffenheit, ihre über den Gefäßbündeln durch Luftbläschen hervorgebrachte Trübung und ihre scharf mit der Umgrenzung der Blattnarbe abschneidende Auflagerung sprechen dafür, daß nicht etwas größere Mengen ausgeflossenen Saftes gefroren sind, sondern daß kleine Partien Wasser durch die Zelle genau am Orte, wo sie beobachtet wurden, ausgetreten und zu Eis erstarrt sind. Es handelt sich hierbei also um eine interzelluläre Eisbildung, die durch die anatomischen Verhältnisse am Blattansatz in diesem lokal gefördert wird und durch verhältnismäßig große Eisdrusenbildung das Ansatzgewebe mechanisch trennt. Die Eisbildung kann manchmal sehr früh auftreten und Ursache werden, daß Blätter, die sonst noch längere Zeit am Baume verblieben wären, ja bisweilen noch ganz grün sind, beim Auftauen abfallen.

Eine andere Erklärung des Frostlaubfalles gab Wiesner[1]). Er fand, daß die Trennungsflächen sauer reagieren, und nahm an, daß die Zellen der Trennungsschicht vom Frost getötet würden. Dabei sollen dann Säuren aus dem Zellinhalt austreten und auf die Membranen mazerierend wirken. Legte er Stengel verschiedener sommergrüner Gewächse in eine 2,5prozentige Oxalsäurelösung, dann sah er, daß binnen wenigen Tagen die Blätter sich ablösten. Auch Stengel von Pflanzen, die an den Internodialgliedern Trennungsschichten anlegen, zerfielen schon binnen kurzer Zeit in ihre Glieder.[2])

3. Mechanische Kältewirkungen am Holzkörper und an der Rinde

Mannigfaltig sind die Formen der mechanischen Kältewirkungen an den Stämmen, Ästen und Zweigen der Bäume.

An Rinde und Holzkörper sind im Spiel der klimatisch-ökologischen Bedingungen des Standortes eines Baumes verschiedene statisch-mechanische Anforderungen gestellt. Zug- und Druckrichtung der sowohl anatomisch als auch physiologisch differenzierten Gewebe ändern sich nicht gemeinsam und im gleichen Sinne, so daß die Resultante aus den in beiden jeweils spezifisch wirkenden Kräften, das statische Moment zwischen Rinde und Holz, je nach den Umständen Zug oder Druck sein kann. Diese Spannungsänderungen zwischen Rinde und Holz sind von Sachs und de Vries als Ursache der natürlichen Jahresringbildung erklärt worden. Die Theorie wurde aber von späteren Forschern abgelehnt.[3])

Die Prägung der Jahresringe im Achsenquerschnitt der Bäume ist dadurch gegeben, daß das Holzwachstum im Frühjahr mit der Bildung weitlumiger Elemente einsetzt und bis zum Herbste im Laufe des Sommers immer engere neu gebildet werden, worauf dann im nächsten Frühjahr mit einem plötzlichen Übergang wieder weitlumige Teile das neue Vegetationsjahr einleiten. Daß die Größe und Beschaffenheit eines jeden Jahresringes von der Menge und der Art der Blattarbeit abhängig ist, ist genügend bekannt. Jede längere Unterbrechung der Arbeit des Laubapparates kann zur Aussetzung der Holzbildung an einer

[1]) Wiesner, J., Über Frostlaubfall nebst Bemerkungen über die Mechanik der Blattablösung, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1905, 49.

[2]) Über das Abbrechen von Blattfiedern und Blättern in ihren Bewegungsorganen siehe: Das Verhalten krautiger Pflanzenteile bei akuter Frostwirkung.

[3]) Literatur siehe Haberlandt, G., Physiol. Pflanzenanatomie 6. Aufl. 1924, 633.

Baumseite oder an der Stammbasis und an dem Wurzelkörper führen.[1]) Wenn nach einer solchen Unterbrechung das im Frühjahr tätig gewesene Kambium in demselben Jahre zu einer Vermehrung angeregt wird, dann beginnt es mit der Bildung eines neuen Frühlingsholzes, das bald langsamer bald schneller in das Herbstholz übergeht, und es entsteht das Bild eines neuen normalen, den Stamm ganz oder halb umfassenden Jahresringes. Schon Nördlinger hatte eine ringförmige Unterbrechung in der normalen Holzbildung als eine rötliche Gewebelinie beobachtet.[2])

Die Unterbrechung der Vegetation des Baumes kann durch Kahlfraß (Insekten) verursacht sein.[3]) Aber auch durch Frost kann das junge Laub vernichtet und der Baum zur Wiederbelaubung durch Entfaltung der für das nächste Jahr angelegten Knospen genötigt werden. Nach Jost soll zwischen Blattbildung, bzw. Knospenentfaltung und Jahresringbildung eine Korrelation bestehen[4]), oder beide von einer gemeinsamen Ursache veranlaßt sein.[5]) Die entwicklungsphysiologische Ursache der normalen Jahresringbildung ist bis heute noch nicht endgültig aufgeklärt.[6]) Auch neuere Ansichten, nach denen bei der Laubentfaltung im Frühjahr ein Hormon Weitholz und später ein anderes Hormon Engholz verursachen soll[7]), können noch nicht als unbedingt sicher angenommen werden.

Hartig beschrieb Frostringe bei der Kiefer und der Fichte als Folge von Spätfrösten.[8]) Er erklärte ihr Zustandekommen damit, daß beim Gefrieren Wasser aus den lebenden Zellen austritt und zwischen Holz und Rinde einen Eismantel bildet, und daß nach dem Auftauen dort eine Lücke zurückbleibt, wo vorher das Eis war.[9]) Die Lücke wird dann von der Rindenseite und von den Markstrahlen mit Gewebewucherungen ausgefüllt. Wenn, was der Fall sein kann, dabei keine Zellen getötet werden und nach geringem Gefrieren keine großen Lücken zurückbleiben, dann ist dennoch im späteren anatomischen Bild die Kältewirkung dadurch festzustellen, daß die Markstrahlen knieförmig gekrümmt und die Markstrahlzellen ausgebuchtet sind, wie es in der Abb. 92 zu sehen ist.

Diese Erscheinung soll nach Hartig[10]) darauf zurückzuführen sein, daß durch ein stärkeres Schwinden des Holzes beim Gefrieren sich der Holzkörper von der Rinde löst, daß aber die Verbindung mit den Markstrahlen nicht abreißt.

---

[1]) Küster, E., Pathologische Pflanzenanatomie, Jena 1903.

[2]) Nördlinger, Die fetten und mageren Jahre der Bäume. Kritische Blätter f. Forst- und Jagdwissensch. Bd. 47, 1865, H. 2.

[3]) Kny, L., Über die Verdoppelung des Jahresringes. Verhandl. d. Bot. Vereins d. Prov. Brandenburg 1879. Hier Besprechungen der früheren Ansichten. — Ratzeburg, Waldverderbnis Bd. 1, S. 160 und 234. Bd. 2, S. 154 u. 190.

[4]) Jost, zit. nach Haberlandt, s. S. 503. 1924, 639.

[5]) Benecke-Jost, Pflanzenphysiol. Bd. 2, 1923, 209.

[6]) Haberlandt, s. S. 503. 1924, 638.

[7]) Literatur siehe Söding, H., Hormone und Pflanzenwachstum. Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. 49, Erg.-Bd. 1932, 477.

[8]) Hartig, R., Doppelringe als Folge von Spätfrost. Forstlich naturwissensch. Zeitschr. 4, 1895, 1

[9]) Frühere Literatur über Gewebszerstörungen durch Eisbildung siehe: Caspary, R., Auffallende Eisbildung auf Pflanzen. Bot. Zeitg. 1854; Sachs, J., Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen und Krystallbildung bei dem Gefrieren und Veränderung der Zellhäute beim Aufthauen saftiger Pflanzenteile. Ber. d. mathem. physikal. Klasse d. Königl. Sächs. Ges. d. Wissensch. 1860; Prillieux, Sur la formation de glaçons à l'intérieur des plantes. Annal. d. scienc. naturelles. V. Serie. Vol. 13. Bot. T. XII. S. 125; Müller-Thurgau, H., Über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen. Landw. Jahrb. Bd. 9, 1880, 133. Bd. 25, 1886, 453. Eine Zusammenstellung der älteren Literatur in englischer Sprache: Bay, I. Ch., Crystals of ice on plants. Bot. Gazette Bd. 19, 1894, 321.

[10]) Hartig, s. [8]).

Die Markstrahlzellen werden dabei gezerrt, sind aber nicht elastisch genug, um nach dem Auftauen wieder ihre frühere Gestalt annehmen zu können. Sie werden daher beim Quellen des Holzes zwischen Holz und Rinde durch Krümmungen und Ausbuchtungen gekürzt, wobei sie sich zurückbleibenden Lücken anpassen und diese durch Zellteilungen auszufüllen suchen. Gleichzeitig wachsen vom Kambium aus Zellen in der Richtung des Holzkörpers, die den Zellen des Frühjahrsholzes ähnlich sind, durch ihre Größe und ihre relativ dünnen Wände sich aber von diesen unterscheiden und darum zunächst als parenchymatisches Gewebe in Erscheinung treten. Es kann der Fall vorkommen, daß im späteren Holzkörper das Prosenchym eines inneren Holzkernes vom Prosenchym eines äußeren Holzmantels durch einen Parenchymholzring getrennt erscheint. („Parenchymholzbinden", „Ringschäle"). War die Frostwirkung einseitig oder traten nur stellenweise Lücken auf, dann sind später auch nur Parenchymflecken („Markflecken") im Holzquerschnitt zu beobachten.[1]) Solche partiellen Lücken zwischen Rinde und Holz, die späteren Markflecken, führen an glattrindigen jungen Stämmen oder Zweigen zu breit kegelförmigen, aber meist abgeflachten, bisweilen 1 cm hohen Austreibungen, die Sorauer[2]) Frostbeulen nannte.

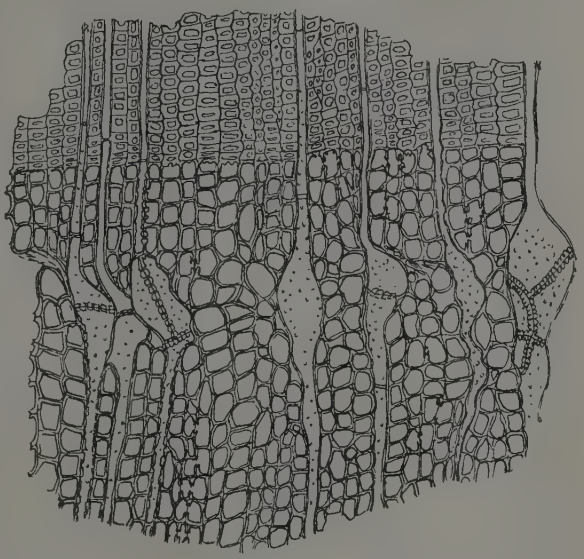


Abb. 92. Merkmale der Frostwirkung im Frühjahrsholz der Fichte. Nach einer Originalzeichnung von Hartig, s. S. 504. 1895.

Nicht zu verwechseln sind diese Beulen mit den bei üppigen Kulturvarietäten gar nicht selten vorkommenden, kegelförmigen Buckeln, die unter der Rinde sofort einen harten, holzigen Kern erkennen lassen, während die Frostbeulen zum Teil stets, zum Teil wenigstens im Jahre ihrer Entstehung aus einer weichen, mit dem Nagel leicht zerdrückbaren Gewebemasse bestehen.

Die von Anfang an hart verholzten Erhebungen, für welche Sorauer[3]) den Namen „Gefäßbuckel" in Vorschlag gebracht hat, haben fast immer eine bestimmte Stellung zum Auge,

[1]) Eine Einführung zu einem eingehenden Studium der Literatur dieser Erscheinungen, die in neuerer Zeit nicht mehr beschrieben wurden, ist zu finden bei: Sorauer, P., Experimentelle Studien über die mechanische Wirkung des Frostes usw. Landw. Jahrb. Bd. 35, 1906, 469.

[2]) Sorauer in früheren Auflagen dieses Handbuches.

[3]) In früheren Auflagen dieses Handbuches.

während die Frostbeulen an beliebigen Stellen des jungen Stammes oder des Zweiginternodiums sich zeigen. Die „Gefäßbuckel" sind einspitzige oder zweispitzige, berindete Holzanschwellungen, welche über die Peripherie des übrigen Holzkörpers hervortreten; sie verdanken ihre Entstehung der übermäßigen Entwicklung der Gefäßbündel, welche normalerweise in jedes Augenkissen gehen und sich mit dem zentralen, stärksten Bündel zur Bildung des Gefäßbündelkörpers im Blattstiel vereinigen.

Bei den (weichen) Frostbeulen finden wir keine Beziehungen zu den Blattspursträngen. Sie zeigen sich an beliebigen Stellen und entstehen durch blasenartiges Abheben des Rindenkörpers vom Holzzylinder. Das auf letzterem stehengebliebene Jungholz tritt, da die Abhebungen nur bei Spätfrösten, also zur Zeit reicher vegetativer Tätigkeit sich einfinden, sofort in Zellvermehrung und füllt den Hohlraum mit zartwandigem Parenchymholz, das an der Peripherie allmählich in normales Holz übergeht.

Bei Frostbeulen der Kirsche zeigt sich das anatomische Bild insofern etwas abweichend von den Frostbeulen anderer Baumarten, als hier meist Gummifluß sich hinzugesellt.

Während bei den Frostbeulen die stellenweise stattfindende Abhebung des Rindenkörpers vom Holzzylinder als Ursache nachgewiesen werden konnte, handelt es sich bei den Frostrunzeln[1]) um Ablösungen der äußeren, derben Rindenlagen von der zarten Innenrinde. Diese Erscheinung ist bisher nur an Kirschzweigen beobachtet worden. Die Zweige waren dadurch auffällig, daß die sonst glatte Rinde auf einer Seite quer gerunzelt erschien. Das Kambium war nicht gestört, das Mark etwas gebräunt.

Wir müssen die oben beschriebenen außergewöhnlichen Gewebebildungen im Holzkörper als eine Art Wundgewebe betrachten, das um so deutlicher einen „zweiten Jahresring" ausprägt, je später in der Vegetationszeit tiefe Temperaturen derartige Folgen haben. Denn je weiter die Vegetation fortgeschritten ist, desto mehr sind die englumigen und starkwandigen Holzzellen ausgebildet und um so schärfer hebt sich das „Wundgewebe" vom Holzring ab.

Die Bildung von parenchymnatischem Gewebe an Stelle normalen Prosenchyms kann auf mannigfachen Ursachen beruhen, die nach Sorauer[2]) sämtlich darin übereinstimmen, daß das Kambium an einzelnen Teilen oder am gesamten Umfang eines Jahresringes vom Druck des darüber gespannten Rindengürtels mehr oder weniger befreit wird. Daß der Frost und namentlich der Frühjahrsfrost eine der wesentlichsten und häufigsten Ursachen solcher Lockerungen des Rindengürtels abgibt, dürfte nach Sorauer[3]) aus nachstehenden Beobachtungen hervorgehen.

Im Jahre 1904 hatte ein Maifrost die jungen Eichentriebe am Rande einzelner Waldkomplexe, — dort, wo dieselben an Wiesen grenzten — derartig stark beschädigt, daß eine Anzahl Zweigspitzen gänzlich erfroren war, während andere nur geschwärzte, vertrocknete Blätter aufwiesen, aber an den Spitzen später weiterwuchsen. Nachdem derartige Triebe innerhalb einiger Wochen wieder neue Blätter gebildet hatten, wurden sie zur Untersuchung abgeschnitten. Sie lieferten in verschiedenen Höhen sehr verschiedenartige Bilder und unter diesen auch das in Abb. 93 dargestellte.

Wir erkennen einen unregelmäßig fünfseitigen Markkörper (*m*), umgeben von einem schmalen, einseitig stärker ausgebildeten Holzringe (*h*). Dieser Holzring schließt aber nach außen hin nicht mit einer regelmäßigen Kambiumzone ab, wie dies im normalen Zweige der Fall ist, sondern geht plötzlich in ein lockeres, weitzelliges Parenchymholz (*ph*) über, das nach der Rinde zu derbwandiger wird und nur selten eine kambiale Grenzzone zwischen sich und der Rinde erkennen läßt. Daß dieser aus Lockerungsgewebe gebildete Gürtel (*ph*) wirklich zum Holzring noch gehört und von demselben ausgegangen ist, beweisen die in der

[1]) Sorauer, P., in früheren Auflagen dieses Handbuches.

[2]) Sorauer, P., s. S. 505. Landw. Jahrb. 1906, 469; Sorauer, P., Die mechanischen Wirkungen des Frostes. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 24, 1906, 43.

[3]) Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

Abb. 93. Ausheilung einer inneren Frostwunde am jungen Eichenzweige nach Maifrostbeschädigung. Original Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

c Cambiumzone, *z* Zickzacklinie mit gequollenen Wandungen, *g* Gefäße im normalen Holz. Erklärung der übrigen Buchstaben befindet sich im Text.

Lockerungszone zerstreuten kurzzelligen Gefäßelemente (*g'*), die im Bau ihrer Verdickungsschichten denen der Gefäße im normalen, erstgebildeten Holzringe ähnlich sehen oder gleichen. Dieses Vorhandensein kurzer Gefäße oder Gefäßzellen und die Verdichtung der ganzen Lockerungszone an ihrer Peripherie durch Auftreten von derbwandigen, den echten Holzzellen ähnlichen Elementen zeigen somit, daß dieser frostbeschädigte Zweig kurze Zeit nach Aufhören der Frostwirkung und Bildung des Parenchymholzes sich angeschickt hat, zur normalen Holzringbildung zurückzukehren.

Der Bastring (*b*) ist wenig irritiert worden; nur der Inhalt der jungen Bastzellen erweist sich meistens gebräunt, entsprechend der Ausfüllung einzelner Gefäße des Holzringes mit rotgelber, gummiähnlicher Substanz. Das Rindenparenchym besitzt einzelne gebräunte Gruppen. Die kollenchymatische Außenschicht der Rinde (*cl*) zeigt keine besonderen Verfärbungserscheinungen, wohl aber ist dies bei der Markkrone der Fall, welche gänzlich gebräunt erscheint. Diese Bräunung läßt in dem Maße nach, als die Schnitte nach der gesünderen Zweigbasis hin entnommen werden; dort finden sich nur noch einzelne Zellen mit gelbem verquollenem Inhalt.

Bei den reichlich vorhandenen Zerklüftungen macht sich ein Unterschied in der Richtung der entstandenen Lücken bemerkbar. Innerhalb der Markscheibe ist die größte Ausdehnung der Lücken in der Richtung des Radius zu finden, und wir sehen, daß dies mit der eigenartigen strahligen Ausbildung des Markkörpers zusammenhängt. Derselbe zeigt sich fünfeckig ausgebuchtet. Die Ausbuchtungen kommen dadurch zustande, daß die den Holzring zusammensetzenden Gefäßbündel sich teilweise anschicken, aus dem Ringe herauszutreten um die für die fünf nächsthöheren Blätter bestimmten Leitungssysteme zu bilden. Für das der hier abgebildeten Zweigstelle nächstliegende Blatt ist der Markkörper natürlich schon am weitesten ausgebuchtet und schickt sich an, als Markbrücke (*mb*) in die nächste Knospe überzugehen.

Die durch Zerreißung des Gewebes entstandenen Lücken (*l*) entsprechen nun in ihrer Größe der Mächtigkeit der Markausbuchtungen: je breiter dieselben sind, je näher sie also schon den ihnen zugehörigen Knospen stehen, desto stärker erweist sich die radikale Zerklüftung. Im Gegensatz zum Markkörper sehen wir die Lücken (*l'*) in der Rinde sich tangential hinziehen. Sie entstehen teils durch Abheben der peripherischen kollenchymatischen Schichten von dem chlorophyllreichen Parenchym, teils aber durch Zerreißen einzelner Parenchymzellen. Bemerkenswert ist, daß sowohl die Lückenbildung in der Rinde als auch die Ausbildung des Lockerungsgewebes (*ph* und *lg*) auf derjenigen Zweigseite, welche die weitest herausgetretenen Bündel aufweist, viel mächtiger sind als auf der Gegenseite. Dadurch erklärt sich auch der Umstand, daß man bei der Untersuchung frostbeschädigter Zweige in der Regel eine Seite stärker angegriffen findet als die anderen. Der nächstliegende Schluß, daß der Frost einseitig stärker gewesen, wie es auf der Seite der Richtung besonders kalter Winde sein kann, ist in diesem Falle irrtümlich. Denn wenn man in Serienschnitten eine Anzahl übereinanderstehender Internodien untersucht, wird man sich überzeugen, daß bald die eine, bald die andere Seite desselben Zweiges stärkere Frostbeschädigung aufweist, je nach der Stellung des Auges, in dessen Nähe der Schnitt ausgeführt worden ist. Je näher einem Auge, desto stärker die Frostwirkung in der Achse.

Nach Sorauer führt nur dann die Frostbeschädigung zur Parenchymholzbildung innerhalb eines Jahresringes, wenn sie ganz jugendliche, weiche Zweige zur Zeit des kräftigsten Längenwachstums treffen; außerdem muß nach der Frostnacht günstige warme Witterung vorhanden sein, so daß die Zellvermehrung in der früheren Intensität vor sich gehen kann. Das Baumaterial in Form der mobilisierten Reservestoffe ist im frostbeschädigten Zweig in derselben Menge wie vor der Frostwirkung vorhanden; aber die neu entstandenen Zellelemente erlangen dadurch eine andere Ausbildung, daß durch die Lockerungserscheinungen infolge der Frostnacht die Spannungsverhältnisse in der Achse und damit der Druck auf das Kambium andere geworden sind.

Das Entstehen der Gewebslockerungen, die dem außergewöhnlichen Wachstum

des Holzparenchyms Anlaß geben, erklärt Sorauer[1]) in anderer Art als Hartig.[2]) Er nimmt an, daß durch den eindringenden Frost große Spannungsdifferenzen entstehen, weil der Frost, wenn es auch nicht zur Ausscheidung von Eiskristallen in den Interzellularräumen kommt, das Gewebe zusammenzieht, und zwar um so stärker, je dünnwandiger es ist. Die Rinde soll bedeutend mehr leiden als der später erreichbare, schwerer abkühlbare und weniger sich zusammenziehende

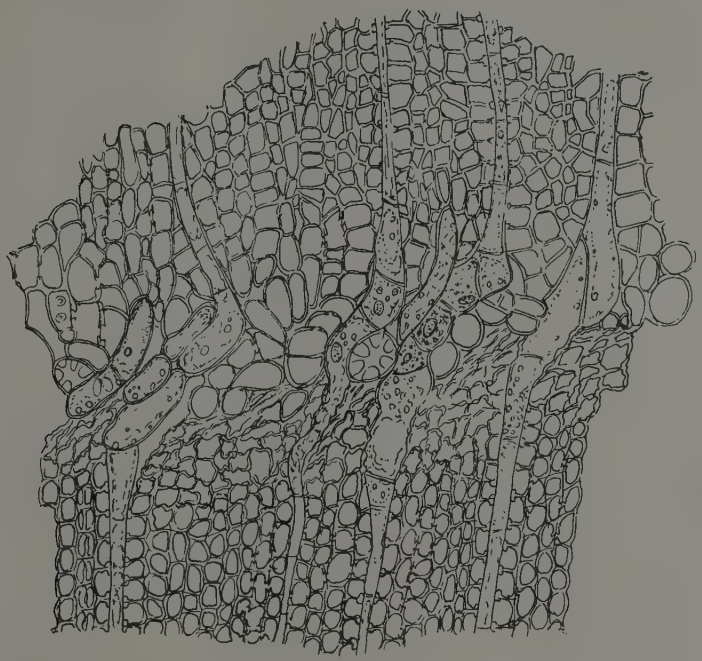


Abb. 94. Merkmale der Frostwirkung im Frühjahrsholz der Kiefer. Abgestorbene junge Holzzellen sind zusammengepreßt. Nach einer Originalzeichnung von Hartig, s. S. 504. 1895.

Holzkörper. Die Rinde würde deshalb wie ein zu enger Mantel über dem Holzkörper sitzen und dabei gezerrt werden. Nach dem Wiedererwärmen soll dann die Zerrung bestehen bleiben und nunmehr der Mantel zu weit sein, wodurch die besprochenen Lücken zwischen Holz und Rinde entstehen könnten.

Den Druck, den die gespannte Rinde auf den Holzkörper ausübt, können wir an Hand einer Abbildung aus der Hartigschen Arbeit illustrieren.[3]) (Abb. 94.) Bei dem Objekt waren offenbar die jungen Holzzellen durch die Kälte, vielleicht auch durch den hohen Druck[4]) oder auch durch das Zusammenwirken beider

[1]) Sorauer, s. S. 505. 1906. [2]) Hartig, s. S. 504. 1895. [3]) Hartig, s. [2]. 1895.
[4]) Über Tötung der Pflanzenzellen durch Druck siehe: Lepeschkin, W., Zur Kenntnis der Plasmamembran. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 28, 1910, 91. Maximow, N. A., Experimentelle und kritische Untersuchungen über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen. Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 53, 1914, 327.

Faktoren getötet worden. Jedenfalls waren sie in der Richtung nach dem Stamminnern zusammengepreßt. Nach der Wiedererwärmung oder nach dem Auftauen sind die zusammengepreßten Zellen nicht mehr ausgeweitet worden, so daß zwischen der sich ausdehnenden Rinde und dem in seinen peripheren Schichten getöteten Holzkörper ein Hohlraum entstand, der dann von neuem Gewebe ausgefüllt wurde.

Sorauers[1]) Vorstellungen, durch die Spannung in der Rinde würde eine Überverlängerung derselben zustande kommen, deretwegen die Rinde sich vom Holzkörper ablöst, weil sie nach dem Frost bestehen bliebe, können wir nicht zustimmen. Man kann nicht voraussetzen, die Spannung in der Rinde ergebe in ihr eine Zerrung in der Tangentialebene des Stammumfanges, die so wirken könnte, als ob sie allein vorhanden wäre. Es handelt sich bei der Frostwirkung doch zunächst um eine Verkürzung des Stammumfanges, und erst der Widerstand des weniger schwindenden Holzkörpers erzeugt einen Gegendruck, der sich auf die Rinde als Zerrung auswirken kann. Keineswegs kann aber diese Zerrung eine Überverlängerung der Rinde bewirken, denn der zerrende Gegendruck des Holzkörpers richtet sich nur gegen eine weitere Verkürzung.

In Sorauers Vorstellung von der mechanischen Kältewirkung[2]) wird mit grundsätzlich anderen Bewegungen der einzelnen Gewebepartien gerechnet als den älteren Hartigschen.[3]) Wir neigen nicht dazu, uns für die eine oder andere Theorie zu entscheiden. Es scheint uns wahrscheinlicher, daß die mechanischen Vorgänge in der Kälte und beim Gefrieren nicht immer gleichsinnig sein müssen. Nicht allein die verschiedenen ererbten Eigenschaften verschiedener Bäume, sondern auch die verschiedenen Umweltbedingungen dürften unterscheidbare Vorgänge bestimmen. Hierbei muß vor allen Dingen der von den vorhergegangenen Lebensbedingungen abhängige Widerstand der Zellen gegen den Wasserverlust durch Gefrieren eine Rolle spielen.[4]) Nicht allein die Tiefe der Temperatur, der Wassergehalt und der Gehalt an osmotisch-aktiven Substanzen entscheidet den Wasserverlust und damit das Ausmaß des Schwindens der einzelnen Gewebepartien, sondern auch der stark schwankende Imbibitionsdruck der Zellkolloide. Man kann nicht sagen, daß generell ein wasserreiches Gewebe beim Gefrieren eine größere Menge Wasser verliert als ein wasserärmeres, darum kann man auch nicht annehmen, daß unter allen Umständen die Rinde des Baumes sich beim Gefrieren in der Tangentialebene stärker zusammenzieht als der Holzkern. Es ist durchaus möglich, daß, wie Hartig[5]) es annahm, der Holzkern stärker schwindet als die Rinde. In einem anderen Falle kann es umgekehrt sein. (Sorauers Ansicht.) Wir werden bei der Besprechung der Frostrisse und Frostspalten noch darauf zurückkommen.

---

[1]) Sorauer, P., Die mechanischen Wirkungen des Frostes. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 24, 1906, 43.

[2]) Sorauer, s.[1]) und S. 505.

[3]) Hartig, s. S. 504. 1895.

[4]) Lidforß, B., Die wintergrüne Flora. Lunds Univ. Årsskrift. N. F. Bd. 2, Afd. 2, 1907; Winkler, A., Über den Einfluß der Außenbedingungen auf die Kälteresistenz ausdauernder Gewächse. Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 52, 1913; Rosa, I. T., Nature of hardening in vegetable plants. Proc. of the Americ. Soc. of Hort. Science. Bd. 16, 1919, 190; Newton, R. Ph. D., Colloidal properties of winter wheat plants in relation to frost resistance. Journ. of Agric. Science. Bd. 14, 1924, 178; Meyer, B. S., Seasonal variations in the physical and chemical properties of the leaves of the pitch pine, with especial reference to cold resistance. Americ. Journ. Bot. Bd. 15, 1928, 449.

[5]) Hartig, s.[3]).

Bezüglich der anormalen Jahresringbildung sei nur noch bemerkt, daß es außerordentlich schwierig ist, zu entscheiden, welche Faktoren dabei wirksam sind. Meist wird im Frühjahr ein Kältegrad, der den Achsenkörper schädigen könnte, auch das Laub töten, was den Baum zu neuer Knospenentfaltung veranlassen würde. Man müßte also zur Beurteilung solcher Fälle auch die von Jost[1]) erwähnte Korrelation zwischen Knospenentfaltung und Jahresringbildung in Erwägung ziehen.

Ferner ist zu beachten, daß die Kälte nicht allein als „Würger", sondern auch als „Motor des Pflanzenlebens" wirken kann.[2]) Sie bewirkt eine Keimbeschleunigung der Samen[3]), kann aber auch einen Verlust der Keimkraft verursachen.[4]) Die Kälte kann bekanntermaßen die Zellen junger Getreidepflanzen töten, oder sie durch mechanische Wirkungen schädigen. Sie kann diese aber auch zum Wachstum anreizen und den Ablauf des Vegetationskreislaufes beschleunigen.[5]) Daß Kältewirkungen das Austreiben von Knospen und das Wachstum beschleunigen können, hat Coville[6]) festgestellt. Er führt dieses darauf zurück, daß Kälteeinwirkungen die bekannte Erscheinung des Stärkeabbaues und die Zuckeranreicherung auslösen.[7]) Wir müssen demnach annehmen, daß auch der Frühjahrsfrost eine Zuckeranreicherung in den Zellen der Baumrinde bewirken kann, die eine stärkere Quellung und eventuell auch ein verstärktes Wachstum zur Folge haben würde. Durch die außergewöhnliche Quellungsfähigkeit müßte die Rinde dem Holzkörper viel Wasser entziehen, diesen also zum Schwinden bringen, während die Rinde selbst quillt und in der Tangentialebene des Stammumfanges verlängert wird; daß mit der Vermehrung des Rindenwassers eine Schwellung des Gewebes verbunden ist, wurde von Kraus[8]) experimentell erwiesen. Auch dieser Vorgang kann die Spannungsverhältnisse zwischen Rinde und Holzkörper im Sinne einer Lockerung ändern und muß bei der Beurteilung der Ursachen eines zweiten Jahresringes in Betracht gezogen werden.

Plastischer als nach Frühlingsfrösten treten die mechanischen Kältewirkungen an Stämmen, Ästen und Zweigen nach den viel tieferen Graden der Winterkälte als Folgen ungewöhnlicher Spannungsverhältnisse in Erscheinung. Hierbei muß man nicht erst die späteren abnormen Wachstumsvorgänge abwarten, um die Wirkungen erkennen zu können, sondern hat gleich während und nach der Kältewirkung die Folgen als Risse und Spalten sichtbar vor sich.

---

[1]) Jost, zit. nach Haberlandt, G., Physiolog. Pflanzenanatomie 6. Aufl., 1924, 639.

[2]) Merkenschlager, F., Der Frost als Motor und Würger des Pflanzenlebens. Die Umschau. 30, 1926, 285.

[3]) Kinzel, W., Über den Einfluß von Licht und Frost sowie wechselnde Temperaturen auf die Keimung der Samen. Praktische Blätter f. Pflanzenbau und Pflanzenschutz. Bd. 6, 1929, 274 u. 298.

[4]) Scharf, K., Beschädigung der Keimkraft des Maises durch Frost. Heimat — Novisad S. H. S., 1929, 257.

[5]) Gassner, G., Beiträge zur physiologischen Charakteristik sommer- und winterannueller Gewächse, insbesondere der Getreidepflanzen. Zeitschr. f. Bot. Bd. 10, 1918, 417.

[6]) Coville, F. V., The influence of cold in stimulating the growth of plants. Journ. Agric. Research. Bd. 20, 1920, 151.

[7]) Lit. siehe Åkermann, Å., Studien über den Kältetod und die Kälteresistenz der Pflanzen nebst usw. Lund 1927; Coville, s. [6]), 1920, befindet sich mit seiner Auffassung insofern im Gegensatz zu früheren Autoren, als diese teils eine erblich bedingte, d. h. der Pflanzenart oder -varietät eigene, periodische Zuckeranreicherung annahmen; Fischer, A., Beitrag zur Physiologie der Holzgewächse. Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 22, 1891, 73, oder diese darauf zurückführten, daß bei tiefen Temperaturen die Funktion des Stärkeabbaues weniger vermindert ist als die Veratmung des Zuckers und die Stärkerückbildung, die Zuckeranreicherung also einen Überschuß darstellt; Müller-Thurgau, H., Über Zuckeranhäufung in Pflanzenteilen infolge niederer Temperatur. Landw. Jahrb. Bd. 11, 1881, 751; Pantanelli, E., Su la resistenza della piante al freddo. Atti R. Accad. Naz. Lincei, Rend. Cl. Sci. Fis., Mat. e Nat. **27**, 1918, 126 u. 148.

[8]) Kraus, G., Über die Wasserverteilung in der Pflanze. III. Die tägliche Schwellungsperiode. Abh. d. naturf. Ges. zu Halle, XV.; vgl. Bot. Jahresber. 1881, 8.

Die erste Erklärung des Entstehens der Frostrisse, worunter wir zunächst einmal auch die Frostspalten und dergleichen verstehen wollen, stammt von Caspary.[1]) Er nahm an, daß die pflanzlichen Gewebe sich wie Metalle oder Flüssigkeiten in Abhängigkeit von der Temperatur ausdehnen und zusammenziehen, und stellte fest, daß das Holz sich mit fallender Temperatur in der tangentialen Richtung des Stammquerschnittes stärker zusammenzieht als in der radialen, wodurch Spannungen zustande kommen, die zum Zerreißen der Rinde und zum Spalten des Holzkörpers führen können. Diese Vorstellung äußerten auch Sachs[2]), Sorauer[3]) und Göppert.[4]) Sachs und Göppert fügten noch hinzu, daß die Abkühlung in den äußeren Teilen des Stammquerschnittes viel stärker als im Innern sei, was ebenfalls erhebliche Spannungsdifferenzen zur Folge haben müßte.[5])

Im Verfolg der Casparyschen Vorstellungen[6]) ergänzte Müller-Thurgau[7]) diese mit dem Hinweis, daß die Zusammenziehung der Gewebe auf der Eisbildung in ihrem Innern beruht. Die Wände der Holzelemente verlieren beim Gefrieren ihr Quellungswasser. Im Gegensatz zu den Verhältnissen in krautigen Pflanzenteilen wird das Eis nicht in den Interzellularen und in der Form von Eisdrusen in erweiterten Interzellularräumen, sondern im Innern der Gefäße und Holzfasern gebildet. Das Ganze wirkt demnach wie eine Entquellung der Holzsubstanz.

Die Erklärung beschränkt sich zunächst auf die Vorgänge beim Gefrieren im Holzkörper und läßt auch hier noch eine wichtige Frage unbeantwortet. Warum ist beim Gefrieren die Gewebezusammenziehung in der Tangentialrichtung stärker als in der radialen? Zwei Möglichkeiten gibt es hierfür. Einmal könnte man annehmen, wie Müller-Thurgau es als Frage hinstellte[8]), daß die radialen Wände beim Gefrieren weniger Wasser verlieren oder von vornherein weniger Wasser enthalten und darum auch weniger Wasser verlieren können, als die tangentialen. Viel näher liegt aber die zweite Annahme, daß die Markstrahlen bei den durch das Gefrieren bewirkten Veränderungen der Gewebespannungen eine Rolle spielen. Sie sind vollsaftige wasserreiche Gewebeteile, die verhältnismäßig viel Wasser und damit viel Raum verlieren können. Der Raumverlust macht sich aber nur in tangentialer Richtung geltend, so daß er nur zum tangentialen Schwinden der Holzsubstanz addiert werden kann.

Wenn wir dieser zweiten Annahme zustimmen, die Müller-Thurgau[9]) zur Erklärung heranzieht, so können wir, dieselben Gedanken auf das Verhältnis zwischen Rinde und Holzkörper übertragend, auch hier die Vorgänge erklären.

---

[1]) Caspary, R., Über Frostspalten. Bot. Zeitg. 1855, 449. Neue Untersuchungen über Frostspalten. Bot. Zeitg. 1857, 329.

[2]) Sachs, J., Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. Ber. über die physiol. Thätigkeit an der Versuchsstat. in Tharandt. Die landw. Versuchsstat. Bd. 2, 1860, 182.

[3]) Sorauer, P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Berlin 1874, 113

[4]) Göppert, H. R., Über das Gefrieren, Erfrieren der Pflanzen usw. Stuttgart 1883, 18.

[5]) Sachs, s.[2]); Göppert, s.[4]).

[6]) Caspary, s.[1]). 1855, 1857.

[7]) Müller-Thurgau, H., Über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen. 2. Teil. Landw. Jahrb. Bd. 15, 1886, 481.

[8]) Müller-Thurgau, s.[7]). 1886, 484.

[9]) Müller-Thurgau, s.[7]). 1886, 484.

Es ist bekannt, daß das Wasser in den Pflanzen vor dem Gefrieren ziemlich weite Wege zurücklegt, um als Eis sich einem Kristallisationszentrum anzuschließen. Sei es, daß die ersten Kristalle an der Oberfläche der Pflanzen sich bilden und, wie Caspary[1]) und Sachs[2]) es beschrieben haben, durch das aus der Pflanze herbeiströmende Wasser zu auffallenden Eisgebilden heranwachsen, oder sei es, daß an irgendwelchen Stellen im Innern[3]) das Eis ausgeschieden wird, immer verliert das umliegende Gewebe Wasser[4]) und verringert sein Volumen. Da nun die Abkühlung bei Stämmen und Ästen von außen nach innen vor sich geht, müßte man annehmen, daß das Eis sich hauptsächlich in äußeren Teilen des Stammes ansammelt. Es braucht dieses aber nicht der Fall zu sein, weil, wie wir schon an anderer Stelle ausgeführt haben[5]), die Rinde ihren Widerstand gegen Wasserverlust vergrößern kann. Es ist also möglich, daß das erste Eis im Holze gebildet wird und die Rinde erst beim weiteren Gefrieren Wasser an den Holzkern abgibt. Dieser Vorgang würde dem oben beschriebenen Wasserverlust der Markstrahlen ähnlich sein.

Die Folge solcher Entquellung der Rinde ist eine Verkürzung ihres Stammumfanges. Trifft die Kälte den Stamm plötzlich mit tiefen Temperaturen, dann ist der Fall gegeben, daß das tiefere Stamminnere noch relativ ungekühlt bleibt, d. h. sein Volumen wenig ändert, und daß diesem Innerkörper die gekürzte Rinde mit großer Spannung aufsitzt.[6]) Die Spannung kann solche Gewalt annehmen, daß plötzlich die Rinde in der Längsrichtung des Stammes einen oder mehrere Risse bekommt. Dasselbe geschieht, wenn nach Zeiten normaler Winterkälte die Temperatur außergewöhnlich tief sinkt.[7])

Nach dem Auftauen schließen sich die Frostrisse wieder vollständig, oder werden vom Kambium aus unter den etwas vom Stamm abstehenden Rißrändern heraus durch das Wachstum von Überwallungswülsten geschlossen. Sind an einem Stamme mehrere Risse entstanden, dann kann sich der Rindenstreifen zwischen zwei nahegelegenen Frostrissen vom Stamme lösen, so daß der Holzkörper freiliegt. Das Ablösen und Abfallen eines Rindenstreifens setzt voraus, daß die Rinde auch in der Querrichtung des Stammes reißt. Tatsächlich ist dieses auch der Fall. Wir müssen deshalb annehmen, daß die Rinde beim Gefrieren trotz des Bastes, des mechanischen Zugfestigungsgewebes der Rinde, auch in der Längsrichtung des Stammes schwindet. Meistens entsteht der Querriß nur an einer Stelle, entweder oben oder unten, und der abgelöste Rindenteil hängt dann flatternd am Stamme oder mit der feuchten, hellen Innenseite nach außen gekehrt am Stamme herunter. Er ist nicht getötet und stirbt erst nachträglich durch Austrocknen. Mitunter bleibt er mit faserigen Verbindungen zur unbeschädigten Rinde locker am Stamme geheftet und löst sich erst später

[1]) Caspary, R., Auffallende Eisbildung auf Pflanzen. Bot. Zeitg. 1854, 665.
[2]) Sachs, J., Gesammelte Abhandlungen über Pflanzenphysiol. Bd. 1, S. 3. Leipzig 1892.
[3]) In den Gefäßen und Holzfasern.
[4]) Müller-Thurgau, s. S. 501 u. 512. 1880 u. 1886.
[5]) S. 510. [6]) Sachs, s. S. 512. 1860, 182.
[7]) Der Verfasser beobachtete in dem ungewöhnlich kalten Winter 1928/29 gut gewachsene, 20 bis 30 jährige Apfelbäume, die vom unteren Teil des Stammes an bis in die letzten Zweige hinein mit Regelmäßigkeit gerissen waren, als wären sie mit einem Messer zum Schälen angeschnitten worden.

(vgl. Rindenbrand!). Bei Nadelhölzern können die Frostrisse durch Harzfluß geschlossen werden und für übermäßigen Harzfluß Ausgangspforten bilden. Ähnlich ist es bei den Steinobstbäumen mit dem Gummifluß. Hier können die Frostrisse unter Umständen auch nützlich sein, da ja der Obstzüchter durch Anschneiden der Rinde den Gummifluß herbeiführt, damit die Ansammlung der gummiartigen Masse unter der Rinde vermieden wird, durch die der Baum getötet werden kann.[1])

Es ist schon ausgeführt worden, daß die Kälte auf die Rinde einen Reiz auszuüben vermag, der die Umwandlung von Stärke zu Zucker herbeiführt, und daß dieser Prozeß das Wasserbindungsvermögen in der Rinde steigert.[2]) Es wird also nach dem Auftauen einer gerissenen Rinde der Riß sich bis zur Unsichtbarkeit schließen können, weil die vom Gefrieren hervorgerufene tangentiale Zerrung verschwindet und eine Bewegungstendenz in umgekehrter Richtung, ein übersteigerter tangentialer Druck, einsetzt. Mit dem Fortschreiten der Jahreszeit verschwindet auch dieser wieder und die Rinde nimmt ihre normal gespannte Lage über dem Holzkörper ein. Dabei können Frostrisse sich wieder öffnen. Solches Auftreten von Rissen in der Rinde, das schon im Nachwinter an der Sonnenseite des Stammes erscheinen kann[3]), wurde von de Jonghe auf eine direkte Wirkung der Strahlungshitze zurückgeführt und die Risse von ihm als Sonnenrisse *(sunstrokes)* bezeichnet.[4]) Aber schon Caspary[5]) und Göppert[6]) deuteten sie als Frostwirkungen.

Bisweilen werden Trockenrisse[7]) als Frostrisse angesprochen, worauf Nördlinger[8]) besonders aufmerksam gemacht hat. Die Trockenrisse, welche namentlich bei kräftigen Bäumen sich einstellen, die plötzlich starken Wassermangel zu erleiden haben, charakterisieren sich dadurch, daß die inneren Spalten in der Form einer Lanzenspitze erscheinen, d. h. ihre größte Breite in der Mitte haben, da bei den bis zur Rinde gehenden Spalten die Wunde offen bleibt, neigen sich auch die Überwallungsränder in den Spalt hinein, bilden also keine vorspringenden Leisten, wie sie als die noch zu beschreibenden Frostleisten bei den Frostspalten bekannt sind. Ob für die Bildung der Trockenrisse auch Frostrisse oder Frostspalten aus der vorhergegangenen kalten Jahreszeit vorhanden sein müssen, wissen wir nicht.[9])

Eine anscheinend ganz unwesentliche, in Baumschulen bei kräftig wachsenden Exemplaren am leichtesten aufzufindende Erscheinung ist das Auftreten kleiner überwallter Rißstellen. Sie sind meist mehr oder weniger beulenartig, unterscheiden sich aber von den schon beschriebenen Frostbeulen dadurch, daß sie an der Oberfläche eine Längsfurche zeigen. Daraus geht hervor, daß sie durch Verwachsung von zwei lippenartig hervortretenden Wundrändern entstanden sind. Diese Erhebungen gleichen sich beim späteren Wachstum meist wieder aus und haben für das Leben der Achse keine weitere Bedeutung.[10])

---

[1]) Siehe enzymatische Krankheiten: *Gummosis.*

[2]) S. 510.

[3]) Hartig, R., Lehrbuch der Pflanzenkrankheiten. 3. Aufl. 1900, 230; vgl. Neger, Die Krankheiten unserer Waldbäume 1919, 23.

[4]) Zit. nach Caspary, R., Bewirkt die Sonne Risse in Rinde und Holz der Bäume? Bot. Zeitg. 1857, 153. Siehe auch: Voß, Sonnenrisse an Rotbuche. Forstl. Wochenschr. Silva Bd. 17, 1929, 150; Weisser, Sonnenrisse an Rotbuche. Forstl. Wochenschr. Silva Bd. 17, 1929, 210; Seeholzer, Sonnenrisse an Rotbuche. Forstl. Wochenschr. Silva Bd. 17, 1929, 315.

[5]) Caspary, s. [4]). 1857.

[6]) Göppert, H. R., Über das Gefrieren, Erfrieren der Pflanzen usw. Stuttgart 1883, 15.

[7]) Es handelt sich hierbei eigentlich nicht um Risse, sondern Spalten, weil auch der Holzkörper beteiligt ist. Wir erwähnen die Trockenrisse hier im Anhang der Frostrisse, weil die Erscheinung unter der Bezeichnung „Riß" bekannt ist.

[8]) Nördlinger, Trockenrisse (falsche Frostrisse) an der Fichte. Auch ein Grund der Rotfäule. Zentralbl. f. das ges. Forstwesen. Wien 1878, H. 6.

[9]) Vgl. innere Zerklüftungen als Folge von Frostspalten, S. 520 ff.

[10]) Sorauer, P., in früheren Auflagen dieses Handbuches.

Aber sie haben eine ungemein theoretische Wichtigkeit für die Erklärung der Entstehung der als Frostkrebs bezeichneten Gewebewucherungen. „Krebs" werden Wunden an Stämmen, Ästen und Zweigen genannt, deren Überwallungsränder sich unter dem Einfluß von Bakterien oder Pilzen zu wuchernden Geschwülsten ausbilden. Der Charakter der Wucherung liegt in der ausschließlichen oder überwiegenden Bildung von Parenchymholz an Stelle der

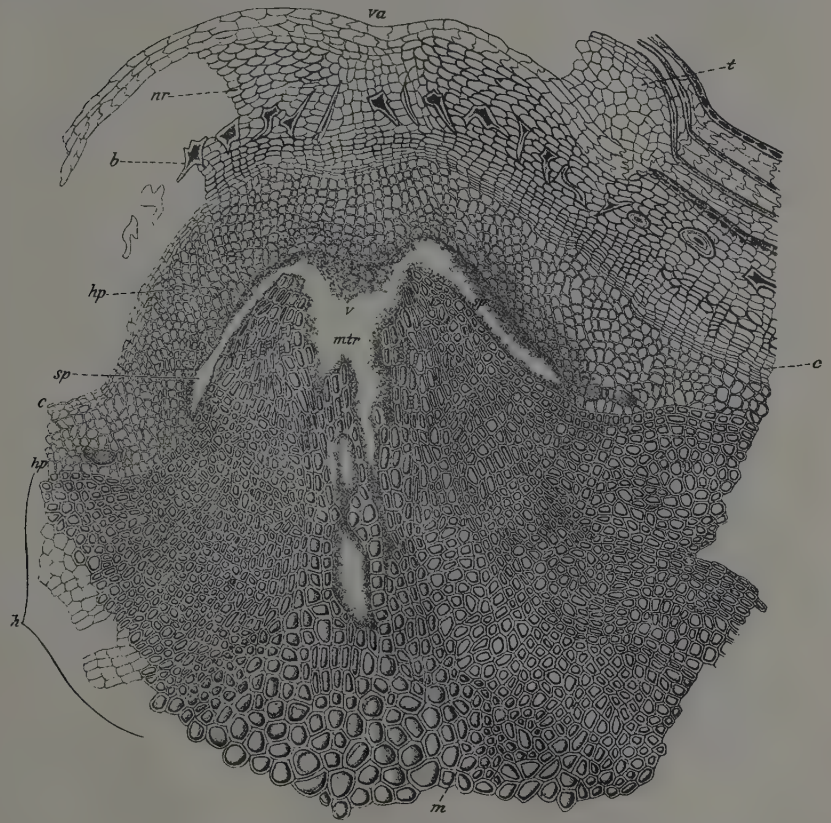


Abb. 95. Querschnitt durch das Augenkissen eines Lärchenzweiges, welches durch künstlichen Frost beschädigt worden ist. Orig. Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

normalen prosenchymatischen Holzelemente. Die Krebsgeschwülste haben für jede Gehölzart typische Gestalt.[1]) Soweit Sorauers Untersuchungen[2]) reichen, stützen sie die Anschauung, daß die Geschwülste des Frostkrebses sehr oft ihren Anfang von derartigen kleinen Rissen nehmen, die zur Zeit der üppigsten kambialen Tätigkeit im Frühjahr entstehen. Man findet solche Risse meist in unmittelbarer Nähe der Augen.

Bei künstlichen Gefrierversuchen gelang es Sorauer, solche Frostrisse zu erzielen. Abb. 95 stellt das anatomische Bild einer solchen Wunde dar, die durch die Einwirkung künstlicher Kälte auf einen eineinhalb Jahre alten Lärchenzweig erzeugt worden ist. Der Zweig ist an einem Augenkissen durchgeschnitten. Das Holz *h*, welches sonst einen gleichmäßigen

[1]) Siehe Krebs—Carcinoma.

[2]) Sorauer, in früheren Aufl. ds. Handbuches.

Ring um das Mark *m* bilden würde, erscheint durch die breite parenchymatische Markbrücke *m—mtr* unterbrochen.

Dieses Gewebe ist durch den Frost getötet worden und beim Zusammentrocknen zerrissen. Das in der Richtung *v—va* liegende Parenchym war zur Zeit der Frostwirkung noch nicht vorhanden, sondern der Spalt der Markbrücke setzte sich durch die Rinde nach außen fort. Letztere war in der damaligen Kambiumzone auch tangential zu beiden Seiten des Risses vom Splint abgeplatzt und bildete die Spalte *sp*. Aber nur die unmittelbar an den Wundrändern liegenden Zellen sind abgestorben und teilweise zusammengetrocknet. Die ursprünglich getrennt gewesenen beiden Rindenseiten über der Spalte *sp* bildeten sofort in der bei allen Überwallungsvorgängen sich einstellenden Weise durch Vorwölben der peripherischen, gesunden Zellen und Teilung die Anfänge von Überwallungsrändern, die gegeneinander hin sich immer weiter ausbildeten und in kurzer Zeit miteinander verschmolzen.

Die Verschmelzungsstelle der Überwallungsränder *n r* ist an der seichten Einbuchtung *v a* kenntlich, namentlich aber auch in der Lage der Hartbastzellen *b*, welche gegeneinander geneigt erscheinen. Das ganze Gewebe, welches die Spalte deckt, ist im Laufe von sechs Wochen neu gebildet worden. Die alte Rinde, welche der Frostriß gespalten hatte, ist durch die lippenförmig hervorgewölbten Überwallungsränder zurückgedrängt worden und umgibt jetzt die Neubildung als ein scharfer, trockener Rand *t*. Der Überwallungsrand hat in dieser Zeit auch schon Holz gebildet; die ganze derbwandige Zone *hp* ist Neuholz. Dasselbe ist aber unter einem so geringen Rindendrucke entstanden, daß es parenchymatisch kurzzellig geworden ist. Erst später würde die Kambiumzone *c—c*, die durch Verschmelzung der in beiden Hälften isoliert gewesenen Zonen entstanden ist, normale Holzelemente gebildet und immer festere Schichten über der Frostwunde gelagert haben.

Ähnlich der Beschädigung an der Lärche ist die an einem Apfelzweige durch Einwirkung einer Kälte von 3° während 25 Minuten im Monat Juli hervorgerufene Wunde (Abb. 96). Es bedeutet *a* das alte Holz des Vorjahres, *b* das bis zum Juli gebildete Neuholz, *c* die Region, in welcher die Kälte das Gewebe getötet hatte. In den sich über die Wundfläche wölbenden sehr üppigen Überwallungsrändern hat die schneckenförmig sich krümmende Kambiumzone *f* eine dicke neue Rinde *g* und einen neuen, durch die Markstrahlen *d* sich fächernden Holzkörper *e* erzeugt. Aber diese Holzbildung aus prosenchymatischen Elementen beginnt erst ziemlich weit rückwärts im Überwallungsrande; der davor liegende lippenförmige Teil dieses Randes besteht aus Parenchymholz, an dessen Peripherie sich allmählich einzelne prosenchymatische Zellgruppen *h* kenntlich machen. In demselben Radius, in welchem die ersten derbwandigen Holzzellen auftreten, erscheinen in der Rinde die Anfänge von Hartbastzellen *hb*.

Die Überwallungsränder treten als Buckel mit anfangs lippenförmiger Spalte über der Rinde hervor. Dasselbe Bild gewähren natürliche Anschwellungen, die bisweilen an Apfel-, Buchen-, Eschen- und Kirschenzweigen krebsiger Stämme angetroffen werden, und die Sorauer[1]) für die Anfangsstadien der geschlossenen Krebsgeschwülste annahm.

Aus den Ausführungen über Frostrisse haben wir gesehen, daß sie entstehen, wenn bei plötzlichem, weitgreifendem Temperaturfall das Rindengewebe wegen des Wasserverlustes durch das Gefrieren mit hoher tangential zerrender Spannung über dem weniger schnell abkühlenden und darum weniger schwindenden Holzkörper sitzt. Herrscht die Kälte längere Zeit, dann wird auch das Innere des Stammes abgekühlt, und es entsteht die oben (S. 512 ff.) beschriebene Spannungsdifferenz im Holzkörper, weil dieser in der tangentialen Richtung in größerem Maße schwindet als in der radialen. Die im Stammumfang zerrende Spannung kann dabei solche Gewalt bekommen, daß der Holzkörper plötzlich mit knallähnlichem Geräusche[2]) von der Rißstelle der Rinde zum Stammzentrum und im Verlauf der Holzfasern in der Längsrichtung des Stammes gespalten wird (Frostspalten).

---

[1]) Sorauer, in früheren Aufl. ds. Handbuches.

[2]) Göppert, s. S. 514. 1883, 14.

Es braucht durchaus nicht unter allen Umständen beim Gefrieren der Rindenriß zuerst einzutreten. Die Zellen des Rindengewebes können einen genügenden Widerstand gegen weitgehenden Wasserverlust haben[1]), so daß die zum Riß führende Spannung nicht zustande kommt. In solchem Falle wird das Innere des Stammes sich abkühlen und bis zur Spaltung gefrieren, wobei dann sekundär die Rinde mit der Spaltenklaffung reißt. Der Spalt bleibt nur klaffend offen

Abb. 96. Durch künstliche Kälte erzeugter Frostriß an einem Apfelzweige. In Überwallung. Orig. Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

solange die Kälte anhält. Beim Eintritt wärmeren Wetters werden die Spaltenwände einander genähert, und zwar bis zum gänzlichen Schluß der Wunde, welche in manchen Fällen niemals wieder völlig verheilt, da sie naturgemäß in den folgenden Wintern wieder aufbricht, wenn der Widerstand des schmalen Wundverschlusses zu gering ist, um selbst bei weniger starker Kälte die Spannung auszuhalten. Der Heilungsvorgang ist der normale, in dem aus dem Kambium, dem Jungholz und der Jungrinde Überwallungswülste gebildet werden, die miteinander zu verwachsen bestrebt sind. Diese hervorquellenden Überwallungsränder finden aber nicht, wie bei jeder anderen Ver-

[1]) Lit s. S. 510.

letzung mit freiliegender Wundfläche, den notwendigen Raum zu ihrer Ausbreitung, sondern sind gezwungen, steil gegeneinander zu wachsen und sich über die Spaltwunde empor zu heben. Sie bilden daher durch den gegenseitigen Druck nach außen vorspringende, in der Mitte lippenartig vertiefte, durch das allwinterliche Wiederanfrieren immer höher werdende Wülste, die als Frostleisten bezeichnet werden. In Abb. 97 sehen wir eine derartige Frostleiste an einem starken Stamme von *Acer campestre*, von der aus ein Frostspalt konzentrisch bis zur Mitte des Stammes reicht.

Abb. 97. Frostleiste an einem Stamm von Acer campestre. Nach Frank-Schwarz.

Wir sehen aber auch eine Reihe Spalten, die von der Stammitte aus exzentrisch in der Richtung zur Rinde verlaufen und mehr oder minder weit reichen. Mit folgender Überlegung können wir uns das Zustandekommen dieser Spalten erklären.

Das Abkühlen und das Gefrieren des Stammes geschieht, wie schon ausgeführt wurde (S. 513), nicht in allen Teilen des Stammquerschnittes gleichmäßig. Im Holzkörper ist beides in der Peripherie am stärksten und wird in der Richtung zur Stammitte geringer. Darum muß beim Gefrieren die tangential gerichtete Zerrung auch in den äußeren Kreisen des Stammquerschnittes stärker sein als in den inneren; was statisch betrachtet das gleiche ist, als ob an jedem Punkte der Oberfläche des Körpers zwei tangential gerichtete Kräfte, die sich fliehen, angreifen. An dem Orte der Oberfläche, wo die Spalte entsteht, summieren sich die gleichnamig gerichteten Kräfte.

Die Auswirkung der angreifenden Kräfte ist nun nicht allein von ihrer Größe und Richtung, sondern auch von der Art des Körpers und seinem Widerstand abhängig. Über diese gibt die Form der Spalten eine Auskunft.

Werden an eine Stelle der Oberfläche eines Körpers zwei tangential gerichtete aber sich fliehende Kräfte angelegt, dann bewirken diese eine Zerrung des Körpers und, wenn dieser nicht genügend elastisch ist, letzten Endes eine Spaltung. Ist die Starrheit des Körpers gering,

dann braucht der Spalt nicht durch den ganzen Körper zu gehen. In einem solchen Falle erfolgen zwei Scheerungen des Körpers, und zwar in zwei sich fliehenden Richtungen, wobei mit der Tiefe des Spaltes die Scheerungen geringer werden. Die Wände des Spaltes eines solchen nicht starren Körpers sind entgegengesetzt gekrümmt, d. h., der Spalt hat mit der größeren Tiefe einen geringen Klaffungswinkel. Anders liegen die Umstände bei einem starren Körper, einem Körper, dessen Scheerungswiderstand unendlich groß ist. Hier geht die Spaltung vollständig durch den Körper hindurch und die Wände des Spaltes sind gradlinig oder unter Berücksichtigung des Klaffungswinkels parallel gekrümmt, d. h., der Klaffungswinkel ist in allen Tiefen des Spaltes gleich groß.

In der Abb. 97 ist die Form der Wände der Frostspalten nicht gut zu erkennen. An der Stelle der Frostleiste muß der Eingang des Frostspaltes gewesen sein, der zunächst durch das weiche junge Holz führte und hier mit größerer Tiefe einen immer kleiner werdenden Klaffungswinkel hatte. Im alten Holz verläuft der Spalt mit nahezu konstantem Klaffungswinkel, endet aber nicht beim Übergang in den Markkörper und auch in diesem nicht mit dem Überschneidungspunkte der Winkelschenkel (theoretisch betrachtet, wobei der Körper als absolut starr vorausgesetzt wird) und auch nicht mit dem Klaffungswinkel Null (theoretisch betrachtet, wobei für den Körper ein nicht unendlicher Scheerungswiderstand vorausgesetzt wird). In einer dieser beiden Formen muß aber der Spalt enden. Wir müssen daher annehmen, daß die in der Abb. 97 vom Markkörper ausgehenden Spalten Fortsetzungen des einen Frostspaltes sind, der an der Stelle der Frostleiste seinen Anfang hat.

Bei der Spaltung eines Körpers braucht der Spalt nicht gradlinig zu verlaufen. Er kann dem Weg des geringen Widerstandes folgend jede Richtung einnehmen. Natürlicherweise wird er im Holzkörper dem Lauf der Markstrahlen folgen. Dabei wird er im Markkörper auf einen gleichmäßig geringen Widerstand treffen und muß auf der gegenüberliegenden Seite wieder in den Holzkörper eindringen. Hierbei steht er einer Reihe von Möglichkeiten geringer Widerstände gegenüber, nämlich einer Reihe von Markstrahlausgängen.[1])

Ebenso, wie die Spaltung eines Körpers nicht gradlinig zu verlaufen braucht, muß sie nicht ungeteilt bleiben. Steht die angreifende Kraft nach einem einheitlichen Weg einer Reihe von Wegen geringer Widerstände gegenüber, dann geht sie jedem dieser Wege nach, d. h., sie teilt den Spalt in mehrere, der Zahl der möglichen Wege entsprechende Spalten. Der Effekt der wirkenden Kraft muß aber derselbe sein, als ob nur ein Spalt zustande käme. Dieses kommt dadurch zum Ausdruck, daß in einem Körper mit unendlich großem Scheerungswiderstand die Summe der Klaffungswinkel der nicht beharrlichen Teilspalten dem Klaffungswinkel des beharrlichen, ungeteilten Spaltes gleich ist, und daß in einem Körper mit nicht unendlich großem Scheerungswiderstand die Summe der Klaffungswinkel der subsequenten Spaltungsanfänge nicht größer aber kleiner sein kann als der Klaffungswinkel am Ende des konsequenten Spaltes.

Daraus müssen wir schließen, daß bei gleichem Klaffungswinkel des konzentrischen Spaltes in einem Stamme, der durch mechanische Frostwirkung geschädigt ist, die exzentrischen Spalten um so kürzer sind, je zahlreicher sie zustande kommen. Denn wir müssen ja, wie schon gesagt wurde, annehmen, daß auch der innere Holzkörper keinen unendlich großen Scheerungswiderstand

---

[1]) Daß der Spalt den Markstrahlen folgt, ist bei der Betrachtung des Stammquerschnittes leicht zu verstehen, weniger leicht jedoch in der Betrachtung des Längsschnittes; denn im letzteren sind die Markstrahlen nicht eine durchgängige Verbindung dünnwandigen, leicht zerstörbaren Gewebes. Hierbei muß man sich vorstellen, daß mit „dem Weg des geringen Widerstandes" nicht die Markstrahlen an sich gemeint sind, sondern die Richtung, in der ein Widerstand des Gewebes durch die Markstrahlen geschwächt ist.

hat und daß deshalb mit der Tiefe des Spaltes der Klaffungswinkel geringer ist. Mithin muß auch ein exzentrischer Spalt um so kürzer sein, je geringer der Klaffungswinkel seines Anfanges ist.

Der Verlauf und die Teilung der Frostspalten sind nicht nur nach den Wegen möglich, die von den Markstrahlen vorgezeichnet werden, sondern können auch in tangentialer Richtung dem Frühjahrsholz der Jahresringe folgen. Selbstverständlich geschieht dieses leicht, wenn „falsche Jahresringe", die bei Frühjahrsfrösten durch mechanische Wirkung oder Kältereiz hervorgerufene Bildung von Parenchymholz, in der Form von „Parenchymholzbinden" zwischen Ringe von festem Holz in die älteren Schichten des Holzkörpers eingelagert sind (S. 505). Solche tangential gerichtete Spalten bilden mitunter Verbindungen zwischen Radialspalten und lösen dadurch Holzpartien scheiten- oder spanartig aus dem Gewebeverband heraus. Im Stammquerschnitt treten sie als gefelderte Zerklüftung in Erscheinung.[1])

In unseren bisherigen Ausführungen über Frostrisse und Frostspalten kam zum Ausdruck, daß die Rinde und der Holzkörper voneinander unabhängige Bewegungstendenzen haben, wenn sich unter dem Einfluß sinkender Temperatur die Spannungsverhältnisse im Stammkörper des Baumes ändern. Die Tatsache ist schon dadurch bewiesen, daß Frostrisse entstehen, ohne daß auch gleichzeitig Frostspalten entstehen müssen. Der zweite Beweisgrund, die oben beschriebene primäre Bildung der Frostspalten (S. 517), bei der dann sekundär durch die Spaltenklaffung die Rinde gerissen wird, gewinnt durch folgendes an Beweiskraft.

Es sind Frostspalten im Holzkörper beobachtet worden, an dessen Rinde kein Riß zu sehen war. Hartig[2]) gab zu dieser Erscheinung die Erklärung, daß im Holzkörper Frostspalten entstehen können, die den Rindenmantel nicht zersprengen. Die nicht verwundete Rinde hält den Holzkörper zusammen, wird aber an der Stelle des Frostspaltes gezerrt und ausgeweitet. In der Folge tritt unter der an solchen Stellen gelockerten Rinde ein außergewöhnliches Dickenwachstum des Stammes ein, so daß sich am Stamm frostleistenähnliche Vorwölbungen bilden.[3]) Es ist zu beachten, daß solche beim Entstehen schon verdeckte Frostspalten von anderen, bei denen die Rinde wieder verwachsen ist, im späteren anatomischen Bild kaum zu unterscheiden sind. Man kann aus diesem Grunde zum Zweifel an der Existenz der „inneren Frostspalten" kommen.

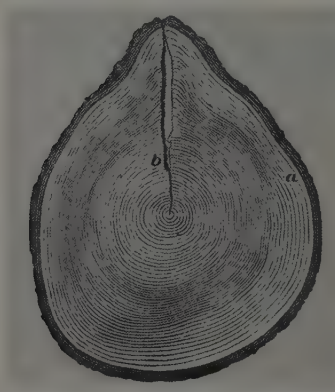


Abb. 98. Durch lokal verstärktes Dickenwachstum beim Verschluß eines Frostspaltes bewirkte innere Spaltenklaffung des Stammes einer Weißtanne.

Nach Göppert s. S. 514. 1883.

[1]) Vgl. Innere Zerklüftung des Stammes als Folge der mechanischen Kältewirkung, S. 521.

[2]) Hartig, R., Innere Frostspalten. Forstl. naturw. Zeitschr. 1896, 483; Hartig, R., Lehrbuch d. Pflanzenkrankh. 1900, 214.

[3]) Sorauer, P., Experimentelle Studien über die mechanischen Wirkungen des Frostes usw. Landw. Jahrb. Bd. 35, 1906, 471.

Auf der S. 517 wurde beschrieben, daß der Heilungsvorgang eines Frostspaltes gestört wird, weil bei der nächsten mechanischen Kältewirkung der Widerstand des Wundverschlusses zu gering ist, und der Wundverschluß dann wieder aufreißt. Ferner wurde schon gesagt, daß beim erstrebten Wundverschluß Überwallungswülste gebildet werden, die gegeneinander gerichtet in ihrem Wachstum nicht den nötigen Raum zu ihrer Ausbreitung finden und sich deshalb gegenseitig, in bezug auf den Stammquerschnitt zentrifugal, zu verdrängen suchen, wodurch dann die Frostleisten zustande kommen.

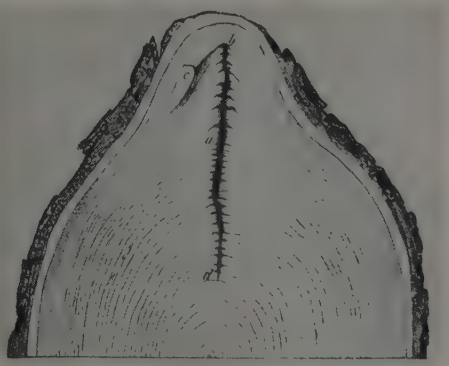


Abb. 99. Innere Klaffung eines verwachsenen Frostspaltes in einem Eichenstamme.
Nach Hartig, R., Lehrbuch der Pflanzenkrankheiten 1900.

Die Bildung des Wundverschlusses müssen wir als ein lokal verstärktes Dickenwachstum verstehen. Das Dickenwachstum eines Stammes äußert sich nun nicht allein in der Vergrößerung des Radius, sondern auch in der Vergrößerung des Umfanges. Beim pathologisch lokal verstärkten Dickenwachstum wirkt sich dieses dahin aus, daß der Baum seinen Umfang durch die Bildung einer

Abb. 100. Innere Spaltenklaffung und Zerklüftung des Stammes eines Bergahorns.
Nach Göppert, s. S. 514. 1883.

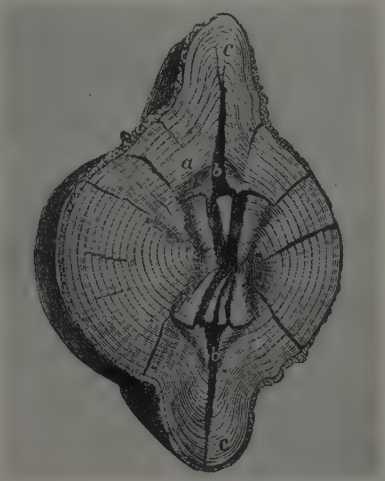


Abb. 101. Innere Spaltenklaffung und Zerklüftung des Stammes einer Rotbuche.
Nach Göppert, s. S. 514. 1883.

Vorwölbung über den Umfang hinaus vergrößert, der mit der Kreisform seines normalen Querschnittes vorgezeichnet ist (Abb. 97—101). Das anormale lokale Dickenwachstum kann aber noch eine zweite Wirkung haben. Es sitzt wie ein Keil im Stamme, schließt zwar äußerlich den Frostspalt, erweitert aber im Innern dessen Klaffung, so daß im Innern des Stammquerschnittes der Spalt lanzettförmig wird, wie es in der Abb. 98 zu sehen ist. Kommt später einmal der Wundverschluß endgültig zustande, wie es die Abb. 99 zeigt, dann bleibt im Innern ein offener Frostspalt bestehen. Dieses Bild könnte man auch mit Hartig[1]) als einen verdeckten Frostspalt beurteilen. Beispiele dafür, wie sich solche sekundären inneren Spaltenklaffungen auswirken können, geben die Abb. 100 und 101.

4. Indirekte mechanische Kältewirkungen

Sprödigkeit und Brüchigkeit gefrorener Pflanzen. Als indirekte mechanische Kältewirkungen sind Vorgänge zu bezeichnen, deren Ursache letzten Endes die Kälte ist, bei denen aber die auslösende Kraft außerhalb der Pflanze ist.

Befinden sich Pflanzen, die durch Gefrieren nicht getötet werden, sogenannte „eisbeständige Pflanzen", im Zustand der Eisstarre, dann können sie so spröde sein, als ob sie ein Gebilde aus Eis wären. Dies ist besonders bei den tiefen Temperaturen außerordentlich kalter Winterwitterung auffällig. Daß mechanische Eingriffe von außen, wie Stöße oder starke Luftbewegungen, solche Gebilde und besonders deren feingegliederte Teile leicht zerbrechen, bedarf keiner ausführlichen Erklärung. Auf diesem Wege können Wunden entstehen.

Wie die Gefriersprödigkeit sich sogar bei Sträuchern und Bäumen auswirkt, lassen wir im folgenden Göppert[2]) schildern.

„Während der sehr kalten Tage des Februars 1870, in welchem vom 2. bis 14. Februar eine Kälte im Mittel von Minus 13,69° und eine sechstätige Morgentemperatur von Minus 20 bis 22° bei stets heiterem Himmel herrschte, hatten Bäume und Sträucher durch das Gefrieren aller ihrer wäßrigen Teile alle eine solche Sprödigkeit erlangt, daß ich ihre Gruppen auch bei der schwächsten Berührung nicht zu durchschreiten imstande war, ohne sie dabei durch das Abbrechen der Äste auf das Äußerste zu schädigen, wie ich dies bisher noch in keinem Winter beobachtet hatte." — „In Jakutzt, wo während Weihnachten das Quecksilber gefroren ist, gelang es von Stubendorff, als er dort noch Gouverneur war, niemals einen Tannenbaum unversehrt sich zu verschaffen, da die spröden Zweige beim Transport stets zusammenbrachen."[3]) — „Eine Bestätigung dieser Beobachtungen finde ich in Middendorffs vortrefflichem Werke: Im Winter fröre in Nord-Sibirien das Holz der lebenden Bäume in dem Grade durch und durch bis zu eisenartiger Härte so daß der Sibirier nur in der äußersten Noth sich dazu verstehe, einen solchen gefrorenen Baum zu fällen."

Das Aufziehen der Pflanzen durch Bodenfrost. Auf stark wasserhaltigen Bodenarten kann man im ersten Frühjahr nicht selten eine Menge Pflänzchen mit bloßgelegten und abgerissenen Wurzeln auf der Oberfläche des Ackers finden. Ein Teil der Wurzeln sitzt noch mit seinen Spitzen in der Erde und fristet den Pflänzchen ein kümmerliches Dasein, während andere Würzelchen mit abgerissenen Spitzen vom Wind und von der Sonne ausgetrocknet werden.

---

[1]) Hartig, s. S. 520. 1896.
[2]) Göppert, H. R., Über das Gefrieren, Erfrieren der Pflanzen usw. Stuttgart 1883, 13.
[3]) Anmerkung von Regel in Göppert, s.[2]). 1883.

Dieselbe Erscheinung tritt bei spätgepflanzten kleineren Stauden mit strähnigen Wurzeln und bei Stecklingen auf solchen Böden auf. Auch bei den jungen Gehölzkulturen kommt bei Barfrösten (Kahlfrösten) ein Aufziehen der Saaten vor. Die mit kräftigen, langen Pfahlwurzeln versehenen Kiefern- und Eichensämlinge leiden nicht, wohl aber die flachwurzeligen Fichten und Tannen und von Laubbäumen die Schwarzerle in moorigen Böden.[1])

Die Erklärung des Vorganges liegt nahe. Der Boden mit starker wasserhaltender Kraft hält große Quantitäten Wassers zurück; er ist in den oberen Schichten wasserreich. Beim Eintritt eines Frostes unmittelbar nach Regenwetter bildet sich an der Oberfläche zunächst eine dünne Eisschicht, die die Bodenteilchen dort fest einschließt. Der Frost dringt dann von oben nach unten tiefer ein, wobei Wasser aus den tieferen Schichten die von oben nach unten wachsende Eisschicht vergrößert. Bodenpartikel werden dabei aus ihrem Gefüge gebracht und sind vereinzelt in das Eis eingebettet. Obwohl die Eisschicht von oben nach unten wächst, hebt sie sich doch aus dem Boden heraus, weil sich zwischen die gelockerten Bodenteilchen Eis legt, und zwar in einem größeren Volumen, als das Wasser in den Zwischenräumen der Bodenteilchen vorher einnahm. Wir können uns dieses nur dann vorstellen, wenn wir annehmen, daß beim Gefrieren in der Oberfläche des Bodens das Wasser der tieferen Bodenschichten dem sich bildenden Eis nachströmend anschließt.

Das Ganze hat zur Folge, daß die durch das erste oberflächliche Gefrieren in die oberen Eisschichten eingeschlossenen Pflanzen aus dem Boden gehoben werden. Tritt wieder Tauwetter ein, dann geht das Auftauen gleichfalls von oben nach unten vor sich, und der Boden sinkt wieder zusammen, d. h. die Bodenteilchen nähern sich wieder ihrer ursprünglichen Lagerung. Da aber die unteren Teile der Wurzeln bis zuletzt im Eise stecken, können sie nicht mit dem Boden zurücksinken, sondern der Boden senkt sich um sie zusammen. Wenn nun derartige Frostperioden nach Regen mehrmals in einem Winter auftreten, so kann das Aufziehen bis über 10 cm Höhe erreichen, wie Gräbner[2]) in der Lüneburger Heide öfter beobachten konnte.

Wurzelbeschädigung durch Auffrieren des Bodens. Ähnliche Erscheinungen wie das Aufziehen bewirkt das Gefrieren des Bodens, wenn „Kammeisbildung" eintritt, wenn sich lange nadelartige Eiskristalle in der Bodenoberfläche bilden. Diese heben die oberen Bodenschichten in Schollen samt der jungen Saat in die Höhe. Ein Teil der Wurzeln, die bereits in größerer Tiefe gewachsen waren, werden dabei abgerissen.[3])

Beschädigung der Stengelbasis durch Kammeis. Die Beschädigung des Stengelgrundes im Winter, die sich besonders an glattrindigen jüngeren Gehölzen (Heistern) oder Sämlingen vorzüglich auf feuchtem bis nassem Boden findet, kann mit dem Gefrieren des Bodens erklärt werden. An Sämlingen von Fichten und Tannen beschreibt sie R. Hartig.[4]) Die im Laufe des Sommers vertrockneten Pflänzchen zeigen am hypokotylen Stengel, etwa in der Höhe

[1]) Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.
[2]) Gräbner, in früheren Auflagen dieses Handbuches.
[3]) Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.
[4]) Hartig, R., Bot. Zentralbl. 1884, Nr. 15, 63.

der Bodenoberfläche eine Erscheinung, an welcher die Rinde gänzlich eingetrocknet war. Darüber war, wie bei einer Schnürwunde, der Stengel angeschwollen. Da äußere Verletzungen oder Parasiten als Ursache der Erscheinung nicht nachweisbar waren, liegt die Vermutung nahe, daß durch Frost die wasserreiche, oberste Bodenlage durch ihre Ausdehnung das Kambium der Pflänzchen zerquetscht habe. Aßman[1]) erwähnt ebenfalls den mechanischen Druck auf zarte Pflanzen, den bei Eintritt der Maifröste der bei dem Gefrieren sich ausdehnende nasse Boden auf die Stengelbasis ausübt.

Wir möchten hierbei eine Beobachtung von Mohl[2]) über Eisnadelbildung an der Bodenoberfläche anschließen. Im November 1859 sah Mohl im Schwarzwalde den bereits von Caspary[3]) erwähnten, nach den Angaben dieses Forschers von Le Coute zuerst beobachteten Vorgang einer Bildung säulenförmiger, senkrecht aus dem Boden aufschießender Eisnadeln.[4]) Nach vorausgegangenem Regenwetter, war eine heitere Frostnacht eingetreten, und nun zeigten die von Vegetation entblößten Stellen des Bodens teils isolierte meist aber massenweise beisammenstehende und hier und da aneinandergefrorene Eisfäden von der Dicke einer Nähnadel bis zu der eines schwachen Federkiels und von 2—5 cm Länge.

Derartige Beschädigungen der Stammbasis durch Kammeis an jungen bis über daumdicken Gehölzen konnte Graebner[5]) in der Lüneburger Heide öfter beobachten, und zwar an Pappeln, Weiden und Birnen.

Die Beschädigung der Pflanzen durch Schneedruck und Eisbehang sind indirekte mechanische Kältewirkungen, die an Bäumen und Sträuchern beobachtet werden können. Es handelt sich meistens um Astbrüche und Stammspaltungen, die durch außergewöhnliche Belastung der Äste und Zweige hervorgerufen werden. Regelmäßig sich wiederholende Schneedruckbelastungen, die nicht zu Zerstörungen führen, können Anlaß zu eigenartigen Formbildungen sein, wie es z. B. die Zitzenfichten in den Gebirgen sind.[6])

Lit.: Bißmann, O., Behandlung und Heilung der durch Rauhreif und Schneedruck beschädigten Obstbäume. Deutsche Obstbauztg. Bd. 67, 1921, 31; Hartmann, Rauhreifschäden an Obstbäumen. Provinzial-sächs. Monatsschr. f. Obst-, Wein- und Gartenbau Bd. 22, 1921, 19; Kammeyer, H. F., Der Schneebruch im Oktober 1919 in Proskau (Oberschlesien). Mitteilg. Deutsche Dendrologische Gesellsch. Bd. 29, 1920, 311; vgl. Referat in Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. Bd. 32, 1922, 26; Waldbeschädigungen durch Wind-, Schnee-, Eis- und Duftbruch. Zentralbl. f. d. gesamte Forstwesen 1878, 29; Nikodem, W., Schneebruchschäden in den schlesischen Beskiden. Zentralbl. f. d. ges. Forstwesen Bd. 43, 1917, 523; Lagerberg, Torsten, Snöbrott och toppröta hos granen. Meddel. Stat. Skogsförsöksanst. 1919, H. 16 115; Schotte, G., Om snöskadorna isödra och mellersta Sveriges skogar åren. Meddel. fr. Stat. Skogsförsöksanst. 1916/17, 111; Heß, E., Das Verhalten der Buche im Oberhasli (Berner Oberland). Schweizer. Zeitschr. f. Forstwes. Bd. 69, 1918, 73; Schrötter, C., Eine seltene Lawinenwirkung. Schweizer. Zeitschr. f. Forstwesen. Bd. 69, 1918, 228; Laubert, R., Glatteis und Eisbruch, Handelsbl. f. d. Deutsch. Gartenbau. Bd. 30, 1915; Breitenloher, Der Eis- und Duftanhang im Wiener Walde. Forschungen auf dem Gebiet der Agrikulturphysik. 1879, 497; Singer, J., Über Rauhreif und Duftanhang im Erzgebirge. Zentralbl. f. d. ges. Forstwesen, Wien, Bd. 49, 1916, 161 u. 247;

[1]) Aßmann, Die Nachtfröste des Monats Mai. Magdeburg. Zeitg. 1881, 19. Juni.
[2]) Mohl, Bot. Zeitg. 1860, 16.
[3]) Caspary, Bot. Zeitg. 1854, 673.
[4]) Kammeisbildung; vgl. auch oben: Wurzelbeschädigung durch Auffrieren des Bodens.
[5]) Graebner, in früheren Auflagen dieses Handbuches.
[6]) Vgl. Sturm- und Windschäden und für Obstbäume Bruchschäden durch übermäßigen Fruchtbehang.

Kolkwitz, R., Ein bemerkenswerter Rauhreif in seiner Wirkung auf die Vegetation. Mitteilg. d. Deutsch. Dendrol. Ges. 1920/21, 321; Brockmann, Eisbruch — ein seltener Fall von Waldzerstörung. Schweizer Zeitschr. f. Forstwesen. Bd. 79, 1928, H. 1; Lerchenfeld, v., Was soll der Waldbesitzer gegenüber Windwurf oder Schneebruch tun? Wochenbl. Landw. Ver. Bayern. Bd. 118, 1928, 900; Rosenfeld, V., Zusammenfassende Untersuchungen über Schneebruchschäden in den ostschlesischen Beskiden im Zeitraum 1879—1916. Sudetendeutsche Forst- und Jagdzeitg. 1927; Schneebruch im Laubholz. Forstarch. 1928, 38; Waldbeschädigung durch Eisbruch in Baden. Deutsche Forstzeitg. Bd. 43, 1928; Vorkampf, Schneebruch. Allgem. Forst- und Jagdzeitg. Bd. 105, 1929; Dobermecker, Die Verheerungen durch Sturm und Schnee in den schlesischen Wäldern. Zeitschr. d. Landwirtsch.-Kamm. Niederschles. Bd. 34, 1930, 1595.

Kälteschäden

1. Vorbemerkungen

In den vorhergegangenen zwei Abschnitten über den Kältetod der Pflanzenzelle und die mechanischen Kältewirkungen haben wir versucht, die Kältetodforschung in ihrer geschichtlichen Entwicklung darzustellen, und, soweit es möglich war, an Hand der Folge der Entdeckungen die bekannten, bei der Kältewirkung beteiligten Faktoren systematisch aufzuzeigen. Wenn der Leser den Eindruck gewinnt, der Versuch sei nicht ganz gelungen, dann ist ein gut Teil Schuld auch in der Materie zu suchen, die sich nur schwierig systematisch fassen läßt. Man möchte fast sagen: es gibt nichts als Kältewirkung a priori Vorstellbares, was man nicht auch in der Natur realisiert finden könnte. Nach unserem derzeitigen Wissen über die Kältewirkung müssen wir sagen: sie ist ein „blindwütendes Walten im Naturgeschehen". Und wenn wir ihre Selektionswirkung auf die Pflanzenwelt darstellen wollen, so können wir es nur in groben Zügen. Gehen wir in das Einzelne, dann kann es nur beispielsweise geschehen. Jedes neue pflanzliche Individuum in jeder neuen Umgebung nötigt uns zu neuen Untersuchungen und stellt uns dabei vor neue Rätsel. Der verschiedenartigen Empfindlichkeit und ihrer Veränderlichkeit stehen zahlreiche Wirkungsmöglichkeiten gegenüber. Dieser Vielfältigkeit der Bedingungen entspricht auch eine ähnliche Vielfältigkeit der Schadbilder. Jeder neue Fall in der Natur verlangt eine neue Darstellung, so daß es kaum möglich ist, die Gesamtheit systematisch zu schildern.

Es können darum auch im Folgenden bekannte Tatsachen nur beispielsweise beschrieben und gewissermaßen Querschnitte der Forschung gezeichnet werden.

2. Das Verhalten krautiger Pflanzenteile nach akuter Frostwirkung

(Über mechanische Kältewirkungen S. 499ff.)

In unserer Besprechung der Kältetodfragen kamen wir zu dem Schluß, daß der Kältetod der Pflanzenzelle nicht immer als gleichsinnige Wirkung tiefer Temperaturen anzusehen ist. Es gibt nicht „einen Kältetod", sondern viele Möglichkeiten, viele Umstände, unter denen tiefe Temperaturen ein Absterben der pflanzlichen Zelle bewirken können.

Ein Spiegelbild dieser komplizierten Verhältnisse ist die Phänomenologie des Kältetodes und besonders die der Laubblätter und der krautigen Pflanzen.

Es gibt keine denkbare Kombination von getöteten und lebenden Zellpartien oder Organteilen, keine vorstellbare Komposition von verfärbten und nicht verfärbten Partien, keine dem Phytopathologen sonst bekannte Formänderung oder Bewegung des Blattes wie Kräuseln, Rollen, Buckeln, Schlitzen, Steiltracht, fixierte Schlafstellung usw., die von den Pflanzen nicht als Folge einer Kältewirkung realisiert wird.

Alle Möglichkeiten zu behandeln, würde hier zu viel Raum beanspruchen; zumal wir nicht allein die vielen Arten des Kältetodes, sondern auch die verschiedene Resistenz der Pflanzenteile und die von der Umwelt der Pflanze, der Wiederholung des Kälteeinflusses und vielen anderen noch nicht aufgeklärten Faktoren bewirkten totalen oder partiellen Resistenzänderungen in Rechnung stellen müßten. Allgemein kann man zwei Erscheinungsgruppen unterscheiden.

Bei der ersten wird mit dem Auftauen das Kraut schlaff, wäßrig-durchscheinend, bräunt und schwärzt sich dann und vertrocknet schließlich kräuselnd brüchig, wobei sich die Farbe aufhellen kann. Sind nur einzelne Teile, meist der Blattrand, die Blattspitze, auch größere oder kleinere Flecken und Sprenkel auf der Blattfläche, am Blattstiel oder am Stengel, von der Kälte geschädigt, dann geht der oben beschriebene weitere Vorgang auch nur in diesen Zonen vor sich. Es braucht über diese Partien hinaus die Pflanze von der Kälte in keiner Weise beeinflußt zu sein. Selbst dann, wenn von einer krautigen Pflanze nicht mehr als der Stengel übrig geblieben ist, an dem auch die Triebspitze erfroren war, kann sich die Pflanze dadurch erholen, daß sie durch Austreiben neuer Sprosse wieder auswächst.

Bei der Gartenbohne *(Phaseolus vulgaris)* sind solche Regeneratpflanzen später zu erkennen. Sie treiben zahlreiche Adventivsprosse und besonders, was bei ungeschädigten Pflanzen selten geschieht, aus den Achseln der Kotyledonen und der Primärblattstiele. Mitunter kommen mehrere Sprosse in unmittelbarer Nachbarschaft zum Austrieb, die sich gegenseitig zu verdrängen suchen, was dazu führt, daß bei der späteren Belastung des Sprosses durch die Fruchtbildung der eine oder andere Sproß abbrechen kann.

Es brauchen auch die unbeschädigten Teile eines beschädigten Blattes keine Verminderung ihrer Wachstumsfähigkeit zu erleiden, so daß in der Folge die verschiedensten grotesken Blattformen entstehen können.

Z. B. ist in einzelnen Jahren mit Spätfrösten die Erscheinung nicht selten zu finden, daß die sonst zusammenhängenden Flächen von Baumblättern mannigfach geschlitzt erscheinen und damit denjenigen Formen sich nähern, die als solche mit *„foliis laciniatis"* bezeichnet werden.[1]) Am häufigsten tritt diese Erscheinung bei *Aesculus hippocastanum* auf. Die in Abb. 102 dargestellte Erscheinung ist auf die unteren, also zuerst aus der Knospe hervorgetretenen Blätter eines jeden Triebes beschränkt. An demselben Teilblättchen finden sich meist Übergänge von den tiefen, zur Mittelrippe reichenden Einschnitten (*e*) bis zur normalen ungeteilten Blattfläche (*f*). An derartigen Übergangsstellen bemerkt man, daß genau in der Mittellinie eines jeden, zwischen zwei parallelen Seitenrippen ausgespannten Interkostalfeldes sich ein hellerer, durchscheinender Streifen vorfindet, an welchem stellenweise das Gewebe eingebrochen ist (*g*). Die Randzone einer solchen Einbruchsstelle zeigt ebenso wie der Saum der einzelnen fiedrigen Schlitzzipfel vielfach eine etwas gelbliche, härtere, manchmal ein wenig schwielig hervortretende Linie. Dieser schwielige Saum besteht aus tafelförmigen Korkzellen, denen nach außen hin nicht selten Fetzen von abgestorbenen Mesophyllzellen anhaften.

[1]) Sorauer, P., Kammartige Kastanienblätter. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1903, 214; Laubert, R., Über gefiederte Roßkastanienblätter. Gartenflora Bd. 62, 1913, H. 14 u. 15.

In den vorerwähnten durchscheinenden Linien, die erst stellenweise eingebrochen waren, findet man am unverletzten Teile das Mesophyll abgestorben. Zellinhalt ist noch reichlich vorhanden, aber braun und zusammengeballt. Die Gefäßbündel zeigen die Frostbräunungen. Daß gerade stets die Mittellinie der Interkostalfelder vom Frost beschädigt worden ist, erklärt sich durch die eigenartige Faltung der Blattflächen in der Knospenlage.

Abb. 102. In der Knospenlage durch Frost beschädigtes und bei der Streckung kammartig zerrissenes Blatt der Roßkastanie. Orig. Sorauer, s. S. 526. 1903.

Dieselbe Erscheinung findet sich noch bei *Acer pseudoplatanus*[1]) und einzelnen derbblättrigen anderen Ahornarten, bei letzteren jedoch nur in Form unregelmäßiger Durchlöcherungen. Fiederige Zerschlitzung der Blätter beobachtete Laubert[2]) bei Birken und Weißbuchen und Appel[3]) bei Rotbuchen.

Thomas[4]) deutet die Schlitzblätterigkeit hauptsächlich als eine Folge der Windwirkung. Es ist seit A. Braun und Caspary hinlänglich bekannt, daß Kastanienblätter durch gegen-

[1]) Für diese Art und auch *Aesculus* vgl. auch Bos, R., Institut voor Phytopathologie te Wageningen 1907. Wageningen 1908.

[2]) Laubert, R., Regelwidrige Kastanienblätter. Gartenflora LII. Oktober 1903.

[3]) Persönliche Mitteilung des Herrn Geheimrat Prof. Dr. Appel.

[4]) Thomas, Fr., Die meteorologischen Ursachen der Schlitzblätterigkeit von *Aesculus Hippocastanum*. Mitt. d. Thüring. Bot. Ver. XIX, 1904, 10.

seitige Reibung der Blattflächen durchlöchert und stellenweise zerschlitzt werden können. Sorauer[1]) hat die Anfänge der Schlitzblätterigkeit bei Bäumchen entstehen gesehen, welche bald nach der Frostwirkung ins Zimmer gebracht worden waren.

Über das Verhalten des Chlorophylles beim Gefrieren und Auftauen sind spezielle Beobachtungen angestellt worden.

Während des Gefrierens ballen sich in den wasserärmer gewordenen Zellen die Chlorophyllkörner zu kleineren oder größeren Klümpchen zusammen.[2])

Eine chemische Veränderung des Chlorophyllfarbstoffes durch den Frost allein wird, soweit Angaben über gefrorene Chlorophyllösungen vorliegen, von der Mehrzahl der Forscher nicht angenommen. Bei einer Temperatur von Minus 30°, der eine Chlorophyllösung in Olivenöl ausgesetzt wurde, fand Wiesner[3]) keinen Unterschied von einer frischen Lösung; dagegen gibt Kunisch[4]) an, daß der alkoholische Chlorophyllauszug von Hyazinthenblättern, die bei Minus 7° gefroren waren, sich abweichend von dem der nichtgefrorenen Blätter gezeigt habe. Bei dem Auftauen der Blätter hängt die Farbänderung davon ab, ob das Protoplasma der Zellen getötet ist oder nicht. Im ersteren Falle ist es für Vakuoleninhalt der Zelle durchlässig, und dieser dringt in die Chlorophyllkörner, deren Zersetzung er einleitet. (Chlorophyllanbildung.)

Göppert[5]), der die verschiedenen Färbungen der Laubblätter beschrieb, erwähnte auch noch einen starken Krautgeruch bei erfrorenen Pflanzen, und bei Farnkräutern erhält sich ein der ganzen Familie eigentümlicher Geruch in den erfrorenen und getrockneten Exemplaren in ungewöhnlicher Intensität. Bei künstlich erfrorenen Süßkirschenzweigen fand Sorauer[6]) ausgesprochenen Bittermandelgeruch.

Wichtig ist auch, auf das Verhalten der Mineralstoffe in den durch Frost getöteten Blättern hinzuweisen, weil wir dadurch einen Einblick in die Stoffverluste bekommen, welche eine Laubzerstörung durch Frühjahrsfröste veranlaßt.[7])

Eine zweite Gruppe von Erscheinungen, welche nach akuter Kältewirkung auftreten, hat ein allmähliches Vergilben gemeinsam, das an den Blattrippen und Blattstielen bis zum Ausbleichen fortschreiten kann. Dabei können krautige Pflanzen nach intensiver Wirkung solcher Art verkümmern. Zeigen Pflanzen solche Kältewirkungen, dann haben sie ein geringes Regenerationsvermögen. Ein Austrieb von Adventivsprossen findet kaum statt.

Das Vergilben ist eine Erscheinung, die nicht mit der oben erwähnten Chlorophyllzerstörung als Folge des Gefrierens zu verwechseln ist. Es sind zwei durchaus verschiedene Äußerungen des krautigen Pflanzenkörpers. Das Letztere ist eine postmortale Zersetzung des Chlorophylls. Ob das Vergilben, das man auch als Frostchlorose bezeichnen könnte, eine direkte Kälteschädigung der Chloroplasten ist, oder ob es erst als eine Folge des durch die Kältewirkung pathologisch veränderten Stoffwechsels zustande kommt, ist nicht bekannt.

[1]) S. Z. f. Pflanzenkrankh. 1905, 234. Anm.

[2]) Haberlandt, G., Über den Einfluß des Frostes auf die Chlorophyllkörner. Österreich. Bot. Zeitschr. 1876; zit. nach einem Referat in Justs Botanischen Jahresberichten, Bd. 4, 1876, 718.

[3]) Wiesner, Die natürlichen Erscheinungen zum Schutze des Chlorophylls usw. Festschr. d. k. u. k. zool. bot. Ges. zu Wien. 1876, 23.

[4]) Kunisch, H., Über die tödliche Wirkung niederer Temperaturen auf die Pflanzen. Inaug. Diss. Breslau 1880.

[5]) Göppert, H. R., Über Einwirkung des Frostes auf die Gewächse. Sitzungsber. d. Schlesisch. Ges. f. vaterl. Kultur. 14. Dezember 1874; vgl. Bot. 1875, 609.

[6]) Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches. — Ausführliche diesbezügliche Literaturbesprechung S. 481.

[7]) Schroeder, Untersuchung erfrorenen Buchenlaubes. Forstchem. u. pflanzenphysiol. Untersuchungen. H. 1, 1878, Dresden. S. 87; Ramann, Aschenanalysen erfrorener Blätter und Triebe. Bot. Zentralbl. 1880, 1274.

Der Verfasser hat nach vielen Experimentalversuchen den Eindruck gewonnen, als ob diese Art Kälteschäden krautiger Pflanzen die Folge einer direkten Kältewirkung auf die Pflanzenzellen sei und die weiter oben beschriebenen (S. 494) mit dem Gefrieren in Zusammenhang gebracht werden könnten. Im Experiment ließ es sich aber bisher noch nicht einwandfrei nachweisen, obwohl die Symptome der zweiten Gruppe von Erscheinungen weit mehr von der Dauer der Kältewirkung abhängig sind, als diejenigen der ersten, unter deren Bedingungen bisher noch nicht erfaßbare Zufälligkeiten eine ausschlaggebende Rolle spielen. Für diese Annahme könnte auch die Tatsache sprechen, daß das Vergilben und die unten noch zu beschreibenden Symptome auch nach Kälteexpositionen auftreten, bei denen ein Gefrieren ausgeschlossen war. Aber auch hierzu muß bemerkt werden, daß diesbezügliche Experimente noch keine eindeutige Schlußfolgerung gestatten, weil erstens noch keine Versuchsanordnung zu schaffen war, in der lediglich die Temperatur als variierter Faktor einwandfrei dargestellt werden konnte, und zweitens auch ähnliche Erscheinungen die Folgen anderer Ursachen sind. Hier werden sie als Symptome beschrieben, die unter anderen nach Kälteexpositionen auftreten, bei denen auch ein Gefrieren möglich ist.

In diese Gruppe von Erscheinungen gehören auch das Blattrandkräuseln vollturgeszenter Blätter, das Aufrollen der Blätter nach der Blattoberseite (Blattrollen) und das Buckeln der Blätter. Letzteres entsteht dadurch, daß das Blattparenchym zwischen den Blattrippen in der Folge eines Kältereizes stärker wächst als die Rippen, oder die Rippen im Wachstum zurückbleiben. Zur letzteren Deutung ist man dann eher geneigt, wenn an den Blattrippen Bräunungen auftreten, die auf starke Schädigungen schließen lassen. Mit solchen ins Groteske veränderten Pflanzenbildern haben wir einen pathologischen Formenwechsel vor uns. Er ist als eine unproportionierte Wachstumsbewegung zu deuten, die dadurch zustande kommt, daß das Wachstum in der Folge einer Kältewirkung partiell gestört ist, partiell gesteigert wird, oder in verschiedenen ungleichen Gewebselementen getrennt das eine und das andere geschieht.

Es gibt auch durch Frost hervorgerufene Bewegungserscheinungen, die keine eigentlichen Kälteschäden sind. Wir wollen sie aber schildern, um anschließend krankhafte Erscheinungen zu beschreiben, die in ihrer Äußerung gleichartigen aber übertriebenen und fixierten Reaktionen des Pflanzenkörpers ähneln. Es sind nicht die Bewegungen gemeint, die dadurch zustande kommen, daß mit der Eisbildung in den Geweben eine weitgehende Erschlaffung erzielt wird.[1]) Sie sind zwar nicht immer von diesen Erscheinungen scharf zu unterscheiden, in manchen Fällen aber doch eindeutig als physiologische Depression des Turgors zu erkennen, die von der Kälte induziert wird. Insbesondere ist es dann der Fall, wenn die Bewegung bei Temperaturen geschieht, bei denen ein Gefrieren ausgeschlossen ist.[2]) Aber auch dann können noch Zweifel an der Existenz einer solchen physiologischen Depression des Turgors aufkommen, wenn wir an das Kältewelken denken, das Sachs[3]) als passiven Vorgang festgestellt hat, der lediglich von der Transpirationsgröße abhängig ist. Andere Bewegungserscheinungen erinnern an eine Änderung der geotropischen Reizreaktion unter dem Einfluß der Kälte und wieder andere an nastische Bewegungen, deren Reizquelle die Temperaturerniedrigung ist.

[1]) Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie Bd. 2, 1904, 74.
[2]) Pfeffer, s. [1]). 1904, 75.
[3]) S. 495.

Als Beispiel für Bewegungen, die durch das Gefrieren hervorgerufen werden, sei eine Erscheinung an Holzpflanzen herangezogen. Bei diesen sieht man eine Bewegung der Zweige und Äste, und zwar proportional der Kälte. Nach Caspary[1]) richten *Acer negundo* und *Pterocarya caucasica* ihre Beastung auf, während *Larix*, *Pinus strobus* sowie *Tilia parvifolia* die Äste senken; *Aesculus hippocastanum* und *Ae. (Pavia) rubra* sowie *Carpinus betulus* senken die Äste bei geringen Frostgraden und richten sie bei stärkerer Kälte wieder auf. Bei dieser Hebung oder Senkung vollzieht sich gleichzeitig eine seitliche Bewegung, die bei einzelnen Arten nach rechts, bei anderen nach links hin erfolgt. An *Cornus sanguinea* sah Frank[2]) die ein- bis dreijährigen Ästchen stark wellenförmig geschlängelt und umeinander gewunden. Die meisten Krümmungen zeigten sich deutlich nach ein und derselben Himmelsgegend orientiert, so daß Frank auf die Wirkung eines aus bestimmter Richtung kommenden kalten Luftstromes schloß.[3])

Auch Bewegungserscheinungen an Blättern können als passive Gefrierbewegungen gedeutet werden. Göppert[4]) erwähnt die Beobachtungen von Linné, daß die Blätter einer Wolfsmilch *(Euphorbia lathyris)* sich während des Frostes mit der Spitze abwärts neigen, bis das Blatt dem Stengel anliegt. Die Blätter vom Goldlack *(Cheiranthus cheiri)* sehen im gefrorenen Zustande wie verwelkt und mannigfach gekrümmt aus und erlangen nach dem Auftauen wieder ihre frühere Beschaffenheit und Stellung. Die Blätter immergrüner Rhododendron-Arten rollen sich der Länge nach zusammen und klappen, gleichfalls wie welk, abwärts, sobald Frost eintritt; ihre Haltung kann man fast als Wärmemesser benutzen. Harshberger[5]) beschreibt *Rhododendron maximum*, bei welchem sich die Blattstiele bis um 70° senkten und die Blattränder sich stark rückwärts rollten, so daß die Oberseite vorgewölbt erschien. Wurden die Pflanzen ins warme Zimmer gebracht, dann hatten schon nach fünf Minuten ihre Blätter sich in die normale Stellung begeben.

Wittrock[6]) erblickt in den Bewegungserscheinungen einen Schutz gegen Winterkälte. Beispielsweise biegen sich die immergrünen Wurzelblätter zahlreicher Kräuter rückwärts und abwärts, so daß wenigstens der äußere Teil der unteren Blattfläche gegen den Boden gedrückt erscheint; im Sommer stehen sie schräg aufrecht. Besonders deutlich bemerkbar ist dies bei *Hypochoeris maculata*, *Geum urbanum*, *Chaerophyllum (Cerefolium) sativum* u. a. In der Erklärung einer Zweckdienlichkeit der Erscheinung geht Hartig[7]) noch weiter. Er meint, daß in der Kälte der Turgor der Zellen vermindert wird, d. h. Wasser aus den Zellen in die Interzellularräume abgegeben wird, damit ein „Zufrieren des Primordialschlauches" bzw. ein „Zerplatzen der Zellen" nicht zustande kommen kann, und da je nach der Jugend und der Ausbildung des Gewebes der Wassergehalt in den Zellen der verschiedenen Regionen des Organs verschieden sein wird, dürfte sich dadurch auch die Verschiedenartigkeit der Bewegung beim Frost erklären. Hiermit ist nicht gesagt, ob der Wasseraustritt aus den Zellen passiv durch das Gefrieren oder aktiv durch Auspressen bei Verminderung der Saugkraft der Zellen erfolgt.

Derartige Bewegungserscheinungen sind aber keineswegs an die Eisbildung gebunden. Bei vielen Pflanzen ist die „Frostwelke" eine Erschlaffung des Gewebes der Stengel und der Blätter durch den Wasseraustritt in die Interzellularen, was eine Anzahl früher Frühlingspflanzen beweisen, wie z. B. *Galanthus*-Arten, *Primula elatior*, *Eranthis*, *Ranunculus ficaria* u. a. Die fleischigen Organe dieser Pflanzen werden bei Frost ganz schlaff und welk, legen sich flach auf den Boden oder auf den Schnee, so daß man sie bei trockenem Frost für getötet

---

[1]) Report of the international Horticultural Exhibition etc., London 1866; vgl. bei Nördlinger, Forstbotanik, I, 201.

[2]) Frank, A. B., Krankheiten der Pflanzen. Breslau 1895, I, 187.

[3]) Weitere Lit. siehe Pfeffer, s. S. 529. 1904, 75.

[4]) Göppert, H. R., Über die Wärmeentwicklung in den Pflanzen, deren Gefrieren und die Schutzmittel gegen dasselbe. Breslau 1830, 12.

[5]) Harshberger, J., Thermotropic movements of the leaves of *Rhododendron maximum P.* Philad. 1899, 219—224; vgl. Bot. Jahresber. 1899, 2, 141.

[6]) Wittrock; Bot. Ges. zu Stockholm, Sitz. v. 24. Okt. 1883; vgl. Bot. Zentralbl. 1883, Nr. 50, 350.

[7]) Hartig, zit. nach fr. Aufl. d. Handb.

halten kann. Bei Eintritt wärmeren Wetters richten sie sich aber sofort wieder auf. Getötete Blätter sind davon dadurch zu unterscheiden, daß sie beim Eintritt wärmerer Witterung sofort vertrocknen oder verfaulen.

Eine Änderung der geotropischen Reizreaktion bei niedrigen Temperaturen hat Vöchting[1]) festgestellt. Er beobachtete an *Mimulus Tilingii*, daß im Frühling Sprosse bestimmten Alters bei hoher Temperatur emporwachsen, bei niedriger dagegen eine horizontale Richtung behalten oder, falls sie bereits aufrecht sich entwickelt haben, die horizontale wieder annehmen. Beleuchtung und Luftfeuchtigkeit sind dabei ohne Einfluß. Mit dem Blühen hört diese Reaktionsänderung auf, die als Psychoklinie bezeichnet wird. Daß es sich bei derartigen Bewegungen nicht bloß um Turgoränderungen handelt, sondern wirklich auch Reizwirkungen vorliegen, schließt Lidforss[2]) aus zahlreichen Beobachtungen an *Holosteum*, *Lamium*, *Veronica* usw. Bei höherer Temperatur sind die Stengel negativ geotropisch, bei Temperaturen unter + 6° dagegen diageotropisch und epinastisch. Hier wirkt aber das Licht modifizierend, indem bei Lichtabschluß die Stengel trotz der niederen Temperatur nicht mehr diageotropisch, sondern negativ geotropisch sind.

Thermonastische Reaktionen sind dagegen die Bewegungen der Blütenstiele von *Anemone nemorosa*, die bei niedriger Temperatur abwärts gekrümmt sind, bei höherer aber aufrecht stehen. Derartige Bewegungserscheinungen sind extreme Fälle thermonastischer Reaktionen, die, wie Pfeffer[3]) erwähnt, schon in den abendlichen Senkungen von Blüten, Blättern und Sprossen zum Ausdruck kommen.

In die zweite Erscheinungsgruppe sind eigenartige Veränderungen und Beschädigungen an Blattstielen einzureihen, die man als fixierte Reizreaktionen und ins Pathologische gesteigerte Reizwirkungen deuten könnte. Mitunter ist zu beobachten, daß nach Frostnächten oder nach Expositionen im künstlichen Erfrierversuch dorsiventral gebaute Blattstiele sich nach dem Sproß biegen (Starrtracht). Es ist dieses nicht mit dem Aufrichten der Blattstiele bei Pflanzen zu verwechseln, die wie *Phaseolus* ein Stielgelenk besitzen. Der Blattstiel bewegt sich nämlich in sich. Das verstärkte Symptom eines Schadens dieser Art scheint darin zu bestehen, daß die Konvexseite des Blattstieles in der Mitte schlaff und schrumplig wird und der Blattstiel durch das Gewicht des Blattes knickt. Haben wir bei dem oben beschriebenen Verhalten eine verstärkte Ausdehnung der Konvexseite des Blattstieles, so ist hier ein Erschlaffen der Gewebe dieser Seite eingetreten, demzufolge der Stiel seiner statischen Beanspruchung nicht mehr gerecht werden kann. Spätere Verfärbungen des geknickten Stieles sind Sekundärerscheinungen. Der zum Blattstielknicken führende Vorgang kann auch nur mit den Anfangsstadien in Erscheinung treten und dann wieder rückgängig werden. Ähnliches hat auch Sorauer[4]) an einem dreijährigen Topfexemplar von *Aesculus hippocastanum* beobachtet.

„Die Pflanze kam am 14. März ins Freie. In der folgenden Nacht sank die Temperatur auf — 2,5° C, und am nächsten Morgen bemerkte man an vier der ältesten Blätter ein scharfes Einknicken der Blattstiele etwa in ihrer Mitte oder etwas unterhalb derselben. Die Knickstelle war flach zusammengedrückt und begann alsbald schlaff zu werden. Die Spitzen der Teilblättchen, die sonst kein welkes Aussehen hatten, waren an den geknickten Blättern schlaff und fingen an, sich braun zu verfärben.

---

[1]) Vöchting, H., Über den Einfluß niedriger Temperatur auf die Sproßrichtung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 16, 1898, 37; vgl. Bot. Jahresber. Bd. 1, 1898, 582.

[2]) Lidforss, B., Über den Geotropismus einiger Frühjahrspflanzen. Jahrb. für wissensch. Bot. Bd. 38, 1902, 343; Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1903, 277.

[3]) Pfeffer, s. S. 529. 1904, 495.

[4]) Sorauer, in älteren Auflagen dieses Handbuches.

Da ein solches Knicken der Blattstiele bisher nicht beobachtet worden war, wurde dieselbe Pflanze in der Nacht vom 21. bis 22. März wiederum ins Freie gestellt. Die Temperatur sank bis — 7° C, und am nächsten Morgen hingen die Fiederchen sämtlicher Blätter im scharfen Winkel abwärts. Die jüngsten Blättchen zeigten die Erscheinung im geringsten Grade. Selbst im noch gefrorenen Zustande erschien kein Teil der jungen Triebe spröde oder von glasiger Beschaffenheit. Die Blättchen waren weich und schlaff und von graugrüner Färbung, und die Blattstiele, solange die Pflanze im Freien stand, im starken Bogen nach abwärts gerichtet, aber noch nicht geknickt. Die Knickung trat erst nach einigen Stunden im Zimmer ein, und zwar, wie bei der zuerst beobachteten Beschädigung, wiederum etwa in der Mitte der ganzen Länge. Diese Stelle schrumpfte alsbald und bräunte sich. Gleichzeitig begannen sämtliche Teilblättchen, mit Ausnahme der jüngsten, von ihrer Ansatzstelle aus sich zu schwärzen, wobei die Spitzen sich nach oben krümmten und trocken wurden.

Die Knickungsvorgänge müssen auf Hebewirkung bei verminderter Turgeszenz zurückgeführt werden. Denn sobald man einzelne der bei der schwachen Frostwirkung eingeknickten Blätter abschnitt und in Wasser stellte, verschwanden trotz der Knickstelle die Welkerscheinungen, und es trat eine Straffung der Gewebe ein. Zwar behielten die Teilblättchen ihre dem Jugendstadium eigene Abwärtsneigung, aber ihre Interkostalfelder wölbten sich stark zwischen den Rippen hervor, und ihre Seitenränder begannen sich nach unten zu richten."

An jungen Gartenbohnenpflanzen sind nach akuten Kältewirkungen, die nicht zur Vernichtung der Pflanzen führten, mitunter Schäden am Bewegungsmechanismus der Blätter zu beobachten. Geringe Kältewirkung äußert sich dadurch, daß die Rückkehr aus der Schlafstellung verzögert wird. Von stärkeren Wirkungen zeugt eine übertriebene Schlafstellung. Dabei können die Fiederblätter sich mit ihren Unterseiten gegeneinander pressen, oder die Primärblätter sich dem Stiel und Stengel anschmiegen.[1]) Vielfach haben die Blätter das Vermögen des Wiederaufrichtens verloren und bleiben dauernd in der Schlafstellung. Es ist dann das Gewebe der Einknickseite des Blattgelenkes besonders in den Gelenkfalten zerstört.

Bei den Erscheinungen an Pflanzen, bei denen die Gärtner die Ursache auf eine „Erkältung der Pflanze" zurückführen, ist in den meisten Fällen nicht zu unterscheiden, ob sie auf einen direkten, destruktiv wirkenden, akuten Kälteeinfluß kurzer oder längerer Dauer zurückzuführen sind, oder ob mit der tiefen Temperatur einzelne Funktionen der Pflanze gestört waren und das Schadbild als eine Folge des Mißverhältnisses der physiologischen Prozesse angesprochen werden muß. Als ein „Verhalten nach akuter Kältewirkung" müssen wir eine Erscheinung aber auch ohne Kenntnis der näheren Umstände dann beurteilen, wenn wir anzunehmen haben, daß in der Folge eines Kälteeinflusses eine Funktion der Pflanze nachhaltig gestört ist oder ein Prozeß durch den Kälteeinfluß ausgelöst wurde, der selbst oder dessen Produkt das weitere Verhalten der Pflanze nachhaltig beherrscht.

Eine große Gruppe Krankheiten dieser Art sind in einem anderen Teil dieses Handbuches als Folgen von Wärmemangel, als Erkältung der Pflanze und dergleichen beschrieben (S. 371). Eine Wiederholung der Beschreibungen vermeidend, verweisen wir auf die dortigen Ausführungen. Damit soll aber nicht die Frage entscheidend beantwortet werden, ob es sich dabei um Mangelerscheinungen oder um destruktiv wirkende Kälteeinflüsse handelt.

[1]) Wartenberg, H., Über primäre und sekundäre Kälteresistenz bei Bohnensippen. Planta, Archiv für wissensch. Bot. Bd. 7, 1929, 347.

Zwei Erscheinungsgruppen von Kälteschäden an krautigen Pflanzen haben wir beschrieben. Es kann vorkommen, daß nur die Erscheinungen der einen oder anderen Gruppe auftreten. Es kann auch vorkommen, daß nur die beschriebenen Schäden an den Blattstielen oder Gelenken sich einstellen. Meistens ist aber der Kälteschaden ein systemloses Gemisch der verschiedensten Erscheinungen, das uns vorläufig noch keine Vorstellung eines Prinzips gestattet.

3. Kälteschäden als Infektionsbedingung der Pflanzen

Pflanzenteile, die durch Kälte geschädigt und abgestorben sind, bilden selbstverständlich Nährboden für Pilze mit saprophytischer Lebensweise. Schwieriger ist die Frage zu beantworten, ob durch Kältewirkungen die Bedingungen für das Wachstum von Schwächeparasiten oder echten Parasiten gegeben sein können. Es sind dabei folgende Fälle zu unterscheiden. Erstens können lokale Schädigungen in der Form offener Wunden Eingangspforten für Parasiten bilden.[1]) Zweitens können Kältewirkungen, die zwar nicht als Wunden, aber als nekrotische Gewebeteile in Erscheinung treten, Infektionsbedingungen sein.[2]) Drittens kann eine lokale Schädigung zunächst den Nährboden für einen Pilz mit saprophytischer Lebensweise bilden und derselbe Pilz später parasitisch gegen die Pflanze vorgehen. Büsgen[3]) zeigte dies von *Botrytis cinerea*. Daß Bohnenpflanzen *(Phaseolus vulgaris)*, die geringfügig durch Kälte geschädigt waren, sich als besonders empfindlich gegen diesen Pilz erwiesen und durch ihn zugrunde gerichtet wurden, beobachtete Wartenberg.[4])

Im Rahmen der umweltbedingten Immunität der Pflanzen ist die Rolle der Kältewirkungen weniger erforscht als es notwendig erscheint. Besonders diejenigen Kältewirkungen, die wir als zweite Gruppe von Erscheinungen (S. 528) beschrieben haben, dürfte diesbezüglich ein Neuland sein.

4. Kälteschäden an Kartoffelknollen

(Siehe auch Süßwerden der Kartoffeln, S. 373)

Gefrorene und erfrorene Kartoffelknollen werden nach dem Auftauen weich und dann bald durch Fäulnis zerstört. Sie lassen Wasser austreten, und die Schale löst sich blasig unter Gasentwicklung vom Fleische, indessen die Rindenzellen unter der Korkschale sich lockern. Das Plasma ist braun und körnig und von der Zellwand zurückgezogen. Der Saft ist stark sauer.[5])

Von der Kartoffelknolle wird allgemein angenommen, daß schon das geringste Gefrieren sie schädige. Doch schon eine frühe Beobachtung von Sachs, die

[1]) Siehe: Die mechanischen Kältewirkungen, S. 499; Kälteschäden an Früchten, S. 550; Das Kirschbaumsterben, S. 566.

[2]) Siehe: Kälteschaden an Getreidepflanzen, S. 537; vgl. Sorauer, P, Über Frostbeschädigungen am Getreide und damit in Verbindung stehende Pilzkrankheiten. Landw. Jahrb. Bd. 32, 1903, 1.

[3]) Büsgen, N., Biologische Studien mit *Botrytis cinerea*. Flora Bd. 111/112, 1918, 606.

[4]) Wartenberg, H., Über primäre und sekundäre Kälteresistenz bei Bohnensippen. Planta. Archiv für wiss. Botanik, Bd. 7, 1929, 354.

[5]) Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

von Apelt[1]) bestätigt wurde, sagt uns, daß ein geringes Gefrieren von der Kartoffel ertragen wird.

Eine tödlich wirkende Eisbildung kann sich auf einzelne Partien des Knollengewebes beschränken, die dann nach dem Auftauen als gebräunte Zellgruppen im Schnittbild in Erscheinung treten.[2])

Die bisher beschriebenen Kälteschäden der Kartoffelknolle sind lediglich von der Temperatur und der Möglichkeit des Gefrierens abhängig. Es gibt auch sichtbare Schädigungen, die nicht allein von der Intensität des Kälteeinflusses sondern auch von der Dauer der Kälte abhängig sind. Solche äußern sich auf dem Querschnittsbild als schwarze, netzförmige Zeichnungen. In lebendem Rinden- und Markparenchym bilden erfrorene Gefäße die Erscheinung.[3]) Mit steigender Intensität und mit längerer Dauer der Kälteeinwirkung nehmen die verfärbten Gewebeteile an Umfang zu und sind dann auch im Parenchym zu finden.[4]) Als Pflanzgut sind solche durch Kälte in ihren Leitungsgeweben geschädigten Kartoffeln nicht zu gebrauchen.

Ein anderer Kälteschaden, der den Pflanzgutwert der Kartoffelknolle nicht zu beeinträchtigen braucht, ist das Süßwerden.[6]) Darüber, daß tiefe Temperaturgrade als Ursache des Süßwerdens, der Zuckeranreicherung in der Knolle anzunehmen sind, sind die Forscher schon seit Göpperts Zeiten einig.[6]) Auf die Frage, welche Prozesse liegen zwischen Ursache und Wirkung, gab Müller-Thurgau eine Antwort.[7]) Nach ihm soll das Süßwerden die Folge eines Mißverhältnisses physiologischer Prozesse sein.[8]) Müller-Thurgau nimmt an,

---

[1]) Apelt, A., Neue Untersuchungen über den Kältetod der Kartoffel. Beitr. z. Biol. der Pflanzen von Cohn, Bd. 9, 1907, 215.

[2]) Müller-Thurgau, H., Über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen. Landwirtsch. Jahrb. Bd. 15, 1886, 455.

[3]) Appel, O., Taschenatlas der Kartoffelkrankheiten. 1. Teil, Knollenkrankheiten. Berlin 1925, 15.

[4]) Jones, L. R., Miller, M. and Bailey, E., Frost necrosis of potato tubers. Wis. Agr. Exp. Sta. Res. Bull. 46, 1919; Wright, R. C., Taylor, G. F., Freezing injury to potatoes when undercooled. U. S. Dep. of Agr. Bull. 916, 1921; Wright, R. C., Diehl, H. C., Freezing injury to potatoes. U. S. Dep. of Agr. Techn. Bull. 27, 1927.

[5]) Entgegen der bisher in der phytopathologischen Literatur üblichen Weise, mit Sicherheit das Süßwerden als nichtschädigend hinzustellen, wollen wir diese Frage noch offen lassen. Es mag für Einzelfälle, wie sie beobachtet wurden, zutreffen. Seitdem wir aber wissen, daß eine erhöhte Zuckerbildung ein Anlaß zur beschleunigten Vegetationsleistung sein kann, dürfte das Thema im Rahmen des Problemes der Winterruhe noch einmal zu bearbeiten sein.

[6]) Göppert, H. R., Über die Wärmeentwicklung in den Pflanzen, deren Gefrieren usw. Breslau 1830, 38; Einhof, Neues allgem. Journ. f. Chemie. Berlin 1805, 473; Czubata, Die chemischen Veränderungen der Kartoffeln beim Frieren und Faulen. Österreich-Ungarische Brennereizeitg. 1879; vgl. Biedermanns Zentralblatt 1880, 472.

[7]) Müller-Thurgau, H., Über Zuckeranhäufungen in Pflanzenteilen infolge niederer Temperaturen. Landwirtsch. Jahrb. Bd. 11, 1882; Ein Beitrag zur Kenntnis des Stoffwechsels in stärkehaltigen Pflanzenorganen. Bot. Zentralbl. 1882, 198; Über die Natur des in süßen Kartoffeln sich vorfindenden Zuckers, Landwirtsch. Jahrb. Bd. 14, 1885; S. auch: Applemann, C. O., Changes in irish potatoes during storage. Md. Agr. Exp. Sta. Bull. 167, 1912; Über Vermehrung des Zuckergehaltes in den Kartoffeln durch Sauerstoffmangel siehe auch: Butler, O., A note on the significance of sugar in the tubers of *Solanum tuberosum*. Bull. Torrey Bot. Club. Bd. 40, 1913, 110.

[8]) Im Sinne Müller-Thurgaus ist das Süßwerden schon im Rahmen der Wärmemangelerscheinungen besprochen worden. Hier wird es noch einmal behandelt. Der Grund der doppelten Besprechung geht aus dem Text hervor.

daß in der Kartoffelknolle bei normaler Lagerungstemperatur zwei Prozesse sich dauernd abspielen. Der eine baut Stärke zu Zucker ab und der andere Zucker zu Stärke auf. Dazwischen spielt die Zuckerveratmung eine zwar merkliche aber untergeordnete Rolle. Mit fallender Temperatur soll der Prozeß des Stärkeabbaues weniger in seiner Leistung zurückgehen als der des Stärkeaufbaues, so daß bei niedrigen Temperaturen schließlich der erstere überwiegt und mit der Zeit eine Anhäufung seines Produktes, des Zuckers, stattfindet. Hinzu kommt noch, daß mit fallender Temperatur auch die Atmung geringer wird.

Werden Kartoffeln, welche süß geworden waren, einige Tage in einen Raum gebracht, der mehr als 10° Wärme hat, dann entsüßen sie sich wieder, d. h. der Zucker wird teils veratmet und größtenteils wieder zu Stärke zurückgebildet. Es sind dann die Kartoffeln für den Haushalt brauchbar.[1])

Die Zuckeranreicherung, die durch Kälte hervorgerufen wird, ist eine bekannte Erscheinung im Pflanzenreich und hat für die Kälteresistenz der Pflanze eine große Bedeutung.[2]) Über die Prozesse, die zur Zuckeranhäuferung führen, gibt es neben der Müller-Thurgauschen Vorstellung auch noch andere, die aber alle mit dieser das Eine gemeinsam haben, daß sie Hypothesen sind. Auch Covilles immerhin plausible Vorstellung[3]) können wir nicht zur definitiven Erklärung heranziehen, weil sie eben auch nichts mehr als eine Hypothese ist. Coville nimmt an, daß bei einer Kälte in subletaler Dosis die Pflanzenzellen für den Zellinhalt permeabel werden und daß dann die Stärke und das stärkeabbauende Ferment, die vorher in verschiedenen Zellen protoplasmatisch isoliert waren, aufeinander wirken können.

Die Gegenüberstellung der beiden Vorstellungen genügt, um zu zeigen, daß es sich nicht unbedingt sicher um die Folge eines Wärmemangels handeln muß. Es ist immer noch die Möglichkeit offen, daß die Erscheinung als das Produkt eines Vorganges beurteilt werden muß, der durch inframinimale Temperaturen induziert wird. Heute müssen wir die Zuckeranreicherung als eine Tatsache annehmen, deren ökologische Ursache — nämlich die Kälte — wir kennen. Wie der physiologische Vorgang verläuft, ist jedoch noch nicht aufgeklärt. Vielleicht hat Merkenschlagers Vorstellung, nach der durch die Kältewirkung eine „Enthemmung" des enzymatischen Apparates zustande kommt, die einen „Freilauf der Enzyme" zur Folge hat, eine für die zukünftige Forschung richtunggebende Bedeutung.[4])

5. Kältewirkungen an Rüben- und Kohlgewächsen

Bei der Aufbewahrung von Zuckerrüben kann man nur durch möglichst kühle Temperatur den Zuckerverlust, der durch die Atmung des Rübenkörpers, der innerhalb der Mieten eintritt, vermindern.[5]) Bei Zuckerrüben, die wirklich gefroren gewesen sind, zeigt sich durch das Ausfrieren des Wassers eine Erhöhung des Zuckergehaltes, der von Ninger auf 0,39% berechnet worden ist.[6]) Eine Neubildung von Saccharose aber findet ebensowenig wie eine Zerstörung derselben durch den Gefrierprozeß statt. Auch die Menge der Stickstoffsubstanzen und das Verhältnis vom Eiweiß zum Nichteiweiß bleiben dabei unverändert. Sobald aber das Wiederauftauen beginnt, scheint letzteres auf Kosten des ersteren sich zu vermehren. Die Bestandteile der Rohfaser (Zellulose und verwandte

[1]) Müller-Thurgau, s S. 534. 1882.

[2]) Eine Literaturzusammenstellung hierüber ist zu finden bei: Åkermann, Å., Studien über den Kältetod und die Kälteresistenz der Pflanzen usw. Lund 1927, 68.

[3]) Coville, F. V., The influence of cold in stimulating the growth of plants. U. S. Dep. of Agr. Journ. of Agr. Res. Bd. 20, 1920/1921, 151.

[4]) Merkenschlager, F., Kartoffelprobleme. Der Kartoffelbau 1930, 61.

[5]) Heintz, Atmung der Rübenwurzeln. Zeitschr. d. Ver. f. d. Rübenzuckerindustrie d. Deutschen Reiches. Bd. 23, 1873, 196; vgl. Bot. Jahresber. Bd. 1, 358.

[6]) Neue Zeitschr. Zuckerr. Ind. 4, 361; vgl. Bot. Jahresber. 1880, 2, 665.

Stoffe) werden schon durch den Gefrierprozeß für Säuren und Alkalien löslicher[1]) und teilweise auch wasserlöslicher. Dadurch wird eine Erhöhung des Nichtzuckers im Safte hervorgebracht. Sorauer[2]) beobachtete bei dem Gefrieren der Rüben teilweise Membranquellungen, Strohmer und Stift fanden eine auffallende Zunahme des Säuregehaltes.

Die Angaben der Gemüsegärtner, daß Grünkohl und Braunkohl *(Brassica oleracea acephala)* erst nach Frösten die gewünschte Süßigkeit erlangen, und die allgemein verbreitete Gewohnheit, sie erst nach dem Gefrieren zu genießen, dürfte in der Zuckeranhäufung[3]) durch die niedrige Temperatur ihre Erklärung finden.[4])

Zu den Kältewirkungen an Rüben und Kohlgewächsen sind auch die „Schosser" oder „Trotzer" zu zählen. Man versteht unter dieser Bezeichnung Rüben- oder Kohlpflanzen, die schon im ersten Jahre Blüten treiben, oder wie man sagt, „in den Samen schießen". Neben anderen Ursachen werden auch Frühjahrsfröste dafür verantwortlich gemacht.[5]) Aderhold hat mit Kohlrabi den Nachweis zu liefern versucht.[6]) Dem stehen die Beobachtungen von Gutzeit entgegen, der an Kohlrabi-, Runkelrüben-, Kohlrüben- und Schwarzwurzelpflanzen festgestellt hat, daß ein Frost nicht immer das Schossen hervorrufen muß.[7]) Er hält es für wahrscheinlich, daß der Frost nur dann ein Schossen auslöst, wenn er die Pflanze in einem bestimmten Stadium der Vegetation, in der „empfindlichen Periode" trifft. Gutzeits Auffassung der eigentlichen Ursachen ist der Rimpauschen ähnlich, die annimmt, daß der Frost allein nicht Schossen bewirken kann, wenn nicht eine Reihe von Umständen zusammentreffen, zu denen in erster Linie die Erbanlage, einjährige Samentriebe besonders leicht hervorzutreiben, gehört.[8])

Eine Folge von Kälteeinwirkungen auf Rüben- und Kohlgewächse, die mit größerer Sicherheit erwartet werden muß, ist nach Gutzeit[9]) eine dauernde Wachstumshemmung. Sie ist besonders bei jungen Pflanzen vergleichsweise festzustellen, verliert sich später fürs Auge und tritt dann erst wieder beim Vergleich der Ernteleistung in Erscheinung. Ertragsdepressionen bis 35 % bei Kohlrüben und 59 % bei Kohlrabi hatte Gutzeit beobachtet.

---

[1]) Strohmer, F. und Stift, A., Über den Einfluß des Gefrierens auf die Zusammensetzung der Zuckerrübenwurzel. Österr.-Ungar. Z. f. Zuckerindustrie und Landwirtsch. 1904, H. 6.

[2]) Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

[3]) Märker und Pagel, Über den Einfluß des Frostes auf Kohlpflanzen. Biedermanns Centralbl. 11, 1877, 263—66.

[4]) Über Zuckerbildung als Kältewirkung siehe S. 534.

[5]) Über ältere Literatur und Analysen siehe: Andrlik und Mysik, Schoßrübe und normale Rübe. Blätter für den Zuckerrübenbau 1905, Nr. 24, 374.

[6]) Aderhold, R., Über das Schießen des Kohlrabis, Mitteilg. d. K. Biol. Anst. 1906, Nr. 2, 16.

[7]) Gutzeit, E., Dauernde Wachstumshemmung bei Kulturpflanzen nach vorübergehender Kälteeinwirkung. Arbeit a. d. Kais. Biol. Anst. f. Land- und Forstwirtschaft. Bd. 5, 1907, 449.

[8]) Rimpau, Das Aufschießen der Runkelrübe. Landw. Jahrb. Bd. 9, 1880.

[9]) Gutzeit, s. [7]). 1907.

6. Frostweizen

Wird der Sommerweizen im nicht ausgereiftem Zustande von Frühfrösten überrascht, dann ist das geerntete Korn minderwertig. In Nordamerika scheint dieser Kälteschaden eine wirtschaftliche Bedeutung zu haben, denn der „*frosted wheat*" gilt als „*fit for nothing better than chicken feed*".[1])

7. Keimkraftschädigung durch Frost

Vor einigen Jahren[2]) ist über einen Keimverlust bei Mais, der auf Frostwirkung während der Lagerung zurückgeführt wurde, berichtet worden. Nach den alten Erfahrungen Göpperts[3]) und Burgersteins[4]) ist jedoch eine Kälteschädigung trockener Samen unter natürlichen Bedingungen kaum anzunehmen, obwohl es de Candolle gelungen ist, Samen von *Lobelia Erinus* durch Kälte zu töten, indem er sie 118 Tage Temperaturen aussetzte, die zwischen — 37 und — 57° C schwankten.[5]) Andere Forscher konnten solches mit Samen, Pilzsporen und Bakterien bei weit tieferen Temperaturen, aber mit bedeutend kürzeren Expositionszeiten nicht erreichen.[6]) Estreicher-Kirnowska[7]) kam nach Untersuchungen zum Schluß, daß lufttrockene Samen selbst durch Abkühlung auf die Temperatur der flüssigen Luft nicht getötet werden, und daß auch die Dauer solcher Abkühlungen für die Samen der Freilandpflanzen belanglos sind. Mit dem Quellen werden Samen mehr oder minder kälteempfindlich.[8])

8. Kälteschäden an Getreidepflanzen

Die Getreidepflanzen erleiden, wie Sorauer nachwies, bei Barfrösten, auch wenn sie nicht aus dem Boden gezogen werden, innere Verletzungen, die bei anhaltend nasser Witterung bequeme Einfallpforten für parasitäre Pilze bilden.[9])

Die für Pilzerkrankungen disponierenden Frostbeschädigungen bestehen außer in einer Bräunung der Gefäßbündel innerhalb des Bestockungsknotens namentlich in blasigen Abhebungen der Oberhaut an bestimmten Stellen des Getreideblattes.[10]) Solche Abhebungen

---

[1]) Blish, M. J., Effect of premature freezing on composition of wheat. Journ. of Agric. Res. Bd. 19, 1920, 181. — Hier auch Angaben über weitere Literatur und analytische Untersuchungen.

[2]) Scharf, K., Beschädigung der Keimkraft des Maises durch Frost. Heimat-Novisad S. H. S. 6, 14, Nr. 257, 1929.

[3]) Göppert, H. R., Über das Gefrieren, Erfrieren der Pflanzen usw. Stuttgart 1883, 45—47.

[4]) Burgerstein, zit. nach Göppert, s. [3]). 1883, 47.

[5]) Zit. nach Pfeffer, W., Pflanzenphysiol. Bd. 2, 303.

[6]) Zit. nach Pfeffer, s. [5]). 1904.

[7]) Estreicher-Kirnowska, E., Über die Kälteresistenz und den Kältetod der Samen. Diss. Freiburg-Schweiz 1915.

[8]) S. Literatur Estreicher-Kirnowska, s. [7]). 1915.

[9]) Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches; Sorauer, P., Die diesjährigen Blachfröste. Mitt. d. D. L. G. Bd. 16, 1901, 85; Sorauer, P., Erfrieren des Getreides. Landw. Jahrb. 1903.

[10]) Mortensen, M. L., Kulde. Lyngby; 1911, 242—243, spricht sich dahin aus, daß die Gelbfleckigkeit auf den Blättern der Sommersaaten, die allgemein auf Kälte zurückgeführt wird, im wesentlichen durch Stickstoff- und Kalimangel verursacht wird.

zeigen sich selbst an ganz jugendlichen, noch in der Knospenlage befindlichen Blättern, wie es Abb. 103 uns vorführt.

Wir finden, daß das junge Blatt an seinem äußeren Rande (*B*) derartig vom Frost beschädigt ist, daß die Zellen braunen, geballten Inhalt bekommen haben und zusammen-

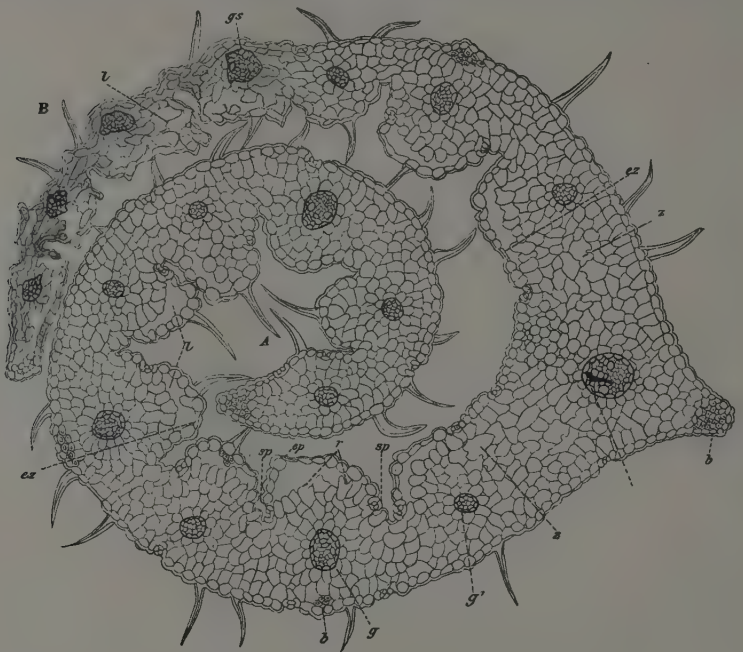


Abb. 103. Junges frostbeschädigtes Roggenblatt mit Abhebungen der Epidermis. Orig. Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

gesunken sind, also in kurzer Zeit absterben werden (*gs*). Dagegen erscheint der übrige, noch schneckenförmig eingerollte Blatteil (*A*) vollkommen frisch und fortentwicklungsfähig.

Das während der Knospenlage sich oberseits bogig vorwölbende Blatt besitzt außer den Hauptgefäßbündeln (*g*), über denen auf der Außenseite Hartbaststränge (*b*) angelegt sind, noch die erst in der mittleren, breiteren Blattregion zur Ernährung des vermehrten Mesophylls sich abzweigenden schwächeren Bündel (*g'*). Von den durch Frost hervorgerufenen Gewebeveränderungen ist hervorzuheben, daß sich radial gestreckte (*r*) zum Teil unregelmäßig gezerrte (*z*), vergrößerte Zellen mit stark verbogener Wandung nach dem Auftauen bemerkbar machen. Dieser Befund beweist, daß sich abnorme Spannungsverhältnisse entwickelt haben müssen. Diesen ist auch die am meisten augenfällige Erscheinung der Entstehung regelmäßig gestellter Lücken (*l*) zuzuschreiben. Die Lücken entstehen durch die blasige Abhebung der Epidermis vom eigentlichen Blattfleisch meist auf der Oberseite zwischen den Spaltöffnungsreihen (*sp*). Die Blattunter- oder Außenseite zeigt nur spärliche Lücken von geringer Ausdehnung. Für das Zustandekommen der Lücken bieten die stellenweise bemerkbaren tangentialen Streckungen einzelner, dabei zusammenfallender Epidermiszellen (*ep* und *ez*) einen bedeutsamen Hinweis.[1])

[1]) Vgl. Mechanische Frostwirkungen an Blättern, S. 499.

Betreffs einer Unterscheidung der Lückenbildung der Frostwirkung von den senilen Gewebezerreißungen geben wir in Abb. 104 den Querschnitt des ersten scheidenförmigen Blattes einer Roggenpflanze wieder, dessen Innengewebe im Laufe der normalen Entwicklung bei dem Ableben zerreißt; die dadurch entstehenden Lücken (*h*) sind stets tangential.

Zimmermann[1]) gab eine Beschreibung des Vorkommens derartiger Blattbeschädigungen durch den Frost, bei denen durch das Absterben und Vergilben der Spitzen und der unteren Teile der Blattflächen ein Umknicken derselben erfolgte. Die unteren Blätter liegen dann oft ganz flach auf dem Boden. Der

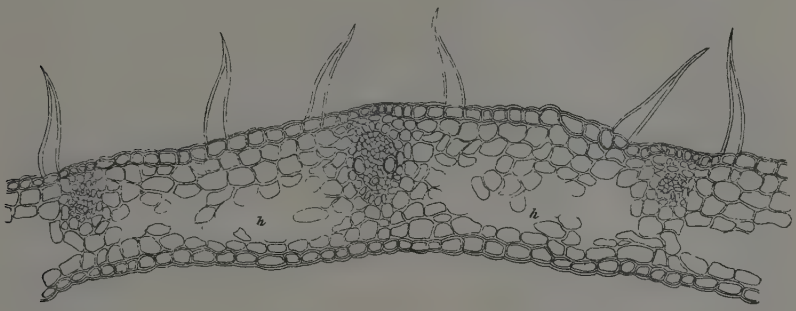


Abb. 104. Natürliche Lückenbildung im scheidenförmigen Roggenblatt bei zunehmendem Alter. Orig. Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

untere, erhalten gebliebene Teil der Blätter bleibt bis zur Erkrankungsstelle grün, weshalb solche Frostschäden mit Wildverbiß verwechselt werden können.

Viel wichtiger als die Blattbeschädigungen sind die durch Frostwirkung hervorgerufenen Verletzungen im Getreidehalme, von denen mit bloßem Auge eine Veränderung an der Pflanze oft nicht bemerkt wird. Die Abb. 105 gibt das Querschnittsbild eines frostbeschädigten unteren Halmknotens vom Roggen.

Das Gewebe des Halmes (*H*) ist fest umschlossen von der Scheide (*Sch*), deren äußere Epidermis mit *e*, deren innere mit *e'* bezeichnet ist, während *e''* die Oberhautzellen des Halmes sind. Die bei allen Frosterscheinungen auftretende Bräunung der Gefäße in den einzelnen Bündeln ist bei *u* und *u'* angedeutet, wo zwischen den weiten Ringgefäßen die engeren Spiralröhren am meisten geschädigt erscheinen. Bei *br* befinden sich Nester gebräunter Parenchymzellen in der Scheide, bei *br'* solche im Halm selbst; bei *v* und *v'* zeigen sich gebräunte Partien in der Scheide und im Halm, deren Wandungen äußerst stark aufgequollen sind, so daß die ganze Zelle zu einer gleichartigen gelben, gummiähnlichen Masse umgebildet erscheint. An anderen Stellen (*r*) ist das Parenchym im Innenteil der Scheide zerrissen oder durch Abheben der Epidermis mit peripherischen Lücken versehen. In der Nähe derartiger Lücken oder manchmal an Stelle derselben treten gestreckte Zellen auf, welche darauf hindeuten, daß bei dem Gefrieren sich der Halm überwiegend in tangentialer Richtung zusammen, gezogen und die Epidermis gezerrt hat. Dadurch, daß die Epidermis, nicht so elastisch wie das übrige Rindengewebe, infolge der Zerrung dauernd verlängert bleibt, muß sie bei dem Nachlassen des Frostes sich stellenweise abheben (*l* und *l'*) oder doch lockern, so daß das darunter liegende Parenchym durch den verminderten Epidermisdruck nun schlauchförmig sich streckt (*rd*). Die vergrößerten Zellen, die meist unter der äußeren Epidermis liegen (*z*), seltener auf der Innenseite sich finden (*z'*), besitzen manchmal stark verbogene oder gezerrte Wandungen.

[1]) Zimmermann, H., Partielle Frostbeschädigung des Wintergetreides als Ursache der Verwechslung mit Wildverbiß. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. Bd. 23, 1913, 332.

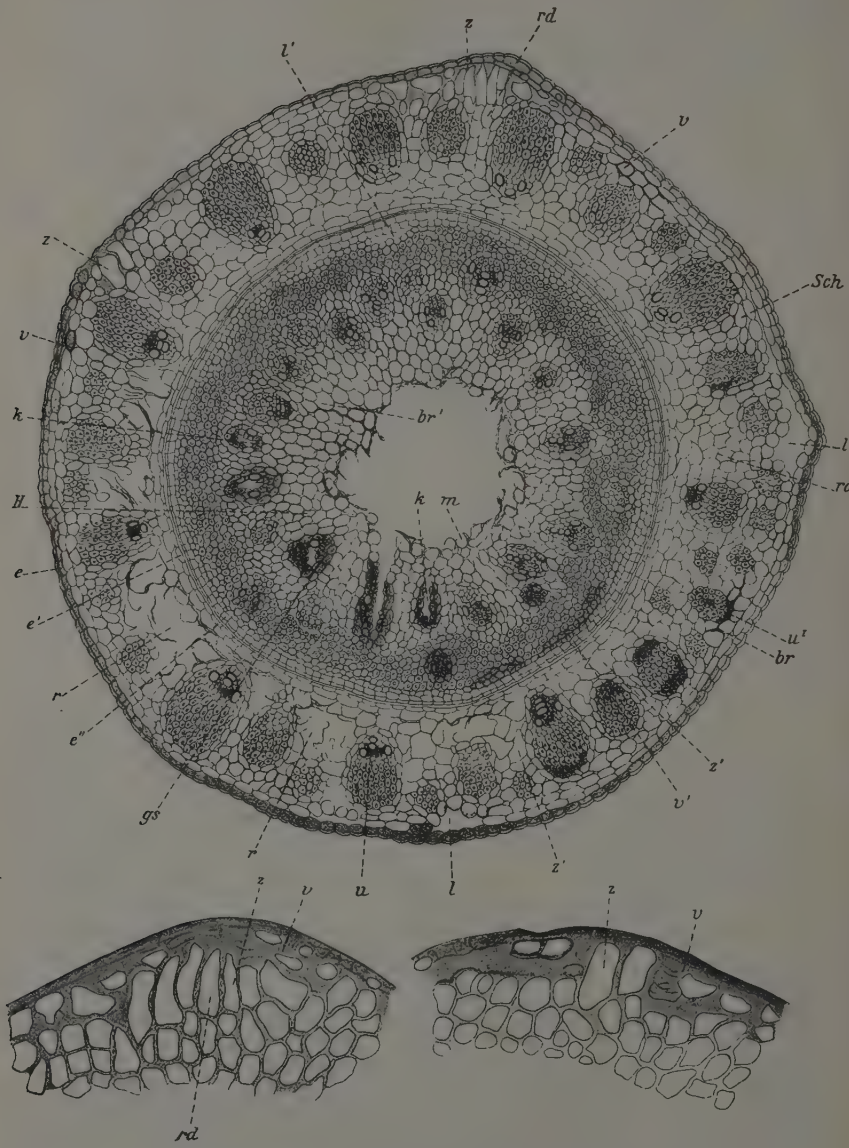


Abb. 105. Obere Abb.: Halmknoten aus einer frostbeschädigten Roggenpflanze.
Untere Abb.: Verquellungen der Membranen an frostbeschädigten Blattscheiden eines Roggenhalmes.
Orig. Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

Diese Zustände sind in Abb. 105 unten vergrößert dargestellt. Hier erscheinen die Quellungsvorgänge an den Wandungen so stark, daß man nur undeutlich die Grenzen der einzelnen Zellen noch zu unterscheiden vermag, und manche Zellumina fast gänzlich verschwinden (*v*). Die mit den Quellungserscheinungen im vorliegenden Falle verbundene Lockerung des Epidermisdruckes hat nun die Überverlängerung des darunter liegenden Gewebes zugelassen, so daß teils größere Gruppen (*rd*), teils vereinzelte verbogene, abnorm vergrößerte Zellen (*z*) sich ausbilden konnten.

Höchst beachtenswert sind endlich die Zerklüftungserscheinungen innerhalb der Gefäßbündel und um dieselben. In den Gefäßbündeln findet die Zerklüftung meist in radialer Richtung (Abb. 105 *k*) statt, und zwar derartig, daß das zartere Gewebe zwischen den beiden weiten Gefäßen zerreißt. Die Umgebung der Gefäßbündel kann stellenweise so stark zerrissen sein (*r*), daß das Bündel halbinselförmig in der Lücke liegt. Diese Erscheinung macht den Eindruck, als hätte sich das Parenchym infolge der Frostwirkung so heftig zusammengezogen, daß es von den nichtnachgebenden Bündeln abgeplatzt ist. Falls derartige Spannungsdifferenzen weniger extrem sich geltend machen, wird das Parenchym in der Umgebung der Bündel nur stark gezerrt, so daß nachher vergrößerte Parenchymzellen mit verbogenen Wandungen entstehen (*z'*).

Von hervorragender Wichtigkeit für das Leben der Pflanze sind die Beschädigungen der Gefäßbündel, deren Elemente unbedingt an Leitungsfähigkeit einbüßen müssen. Es ist daher erklärlich, daß frostbeschädigte Pflanzen in ihrer Entwicklung zurückbleiben, und daß sie, selbst ohne Mitwirkung parasitärer Organismen, die besonders gern geschwächte Saaten aufsuchen, weniger Stroh und namentlich schlecht ernährte Körner liefern. In der Regel kommt aber noch eine Beschädigung durch parasitäre Pilze und andere Blatt- oder Spelzenbewohner hinzu. Denn da niemals alle Pflanzen eines Feldes gleich stark leiden (weil außer der individuell verschiedenen Widerstandsfähigkeit die Bodenunebenheiten bald frostfördernd, bald frostschützend wirken), so ist auch die Entwicklung der Halme unregelmäßig. Zwischen kräftig fortwachsenden Exemplaren stehen die stärker beschädigten im Schatten und Druck der ersteren. Licht- und Luftmangel und Steigerung der Feuchtigkeit zwischen den unterdrückten Pflanzen begünstigen die Ansiedlung und massenhafte Ausbreitung der Pilze.

Die vorstehend geschilderten Veränderungen in frostbeschädigten Halmen haben nun, je nach den Stellen, wo der Frostangriff am intensivsten war, verschiedene Folgeerscheinungen aufzuweisen. Der häufigste Fall ist, daß bei Spätfrösten die Halmbasis angegriffen wird. Meist treten diese Schädigungen nesterweise im Acker auf, weil die kalte Luft sich in tiefliegenden Bodenmulden anhäuft. Die Halmbasis kann dann vermorschen und der Halm umknicken. Viele der als durch *Leptosphaeria* oder *Ophiobolus* veranlaßt dargestellten Fälle von Halmknicken erweisen sich als kombinierte Erscheinungen, zu denen der Frost die erste Veranlassung gegeben hat.

Es kommen aber auch andere Fälle vor, bei denen die Halme nicht an der Basis, sondern in verschiedener Höhe umknicken. Die Erscheinung tritt nicht immer in einzelnen Nestern auf, sondern ist bisweilen streifenweise zu finden und zeigt sich so, daß gesunde und kranke Halme gemischt stehen. Derartige Fälle geben nicht selten zu Streitigkeiten Veranlassung, weil sie große Ähnlichkeit mit Hagelschäden haben. Eine Entschädigung wird aber dann seitens der Hagelversicherungsgesellschaften abgelehnt, da sich keine Anschlagstellen der Hagelkörner nachweisen lassen.

H. Fischer[1]) hat die Entstehung des Halmknickens durch Frost studiert; er fand, daß bei — 4° bis — 6° C vereinzelt, bei — 8° bis — 12° C häufige Knickungen auftraten. In der strengeren Kälte erfolgten die Knickungen oft an den Knoten, diese zeigten radiale Risse, die nach einigen Wochen den Zerfall des Stengels herbeiführen konnten.

Bei dem basalen Halmbruch erweist sich der Halmgrund braun, und die Bestockungstriebe sind fast sämtlich abgestorben, vielfach sogar erweicht und stets von Pilzmyzel, bei anhaltender Feuchtigkeit auch von Bakterien, Milben und Anguillen besiedelt. Bei dem Umknicken in höheren Halmregionen erscheint der Halmgrund fest und grün; die Bestockungstriebe sind nur vereinzelt abgestorben und mehrfach ohne Verpilzung. Am häufigsten zeigt sich die Knickstelle am zweiten oder dritten Internodium oberhalb der Bodenoberfläche und charakterisiert sich als teils einseitige, teils ringsherum verlaufene braune Zone, deren Färbung nach dem nächst höheren Knoten hin an Intensität zunimmt. Demnach erscheint die dicht unterhalb eines Knotens liegende Region eines Halmes als die am meisten empfindliche. Dennoch vermag der an das tief gebräunte Gewebe oberhalb anstoßende Knoten häufig noch eine Aufwärtsbiegung des umgelegten Halmes auszuführen, so daß derselbe mit einem Knie wieder aufrecht zu stehen kommt. Aber die Ähre an solchen Pflanzen ist schwach und lückig. Die Wurzeln erscheinen gesund, der gebräunte Halmteil fast stets ohne irgendeine Pilzvegetation.

Die scheinbar am wenigsten mit Frostschäden in Beziehung stehende Erkrankung ist die Kahlährigkeit. Sie ist bisher fast nur bei Roggen gefunden worden; an einem Spezialfall fand sich folgendes[2]):

Hier zeigten sich die Halme meist von normaler Größe und kräftigem Wuchs, aber sie besaßen im obersten und nächstunteren Gliede bleichgelbe, später strohfarbige bis braungelbe, oft dunkel umsäumte Flecke, die oft zu einer den Halm umfassenden Binde sich erweiterten. In anderen Fällen erwies sich der Halm bis zum obersten Internodium ganz gesund. Oberste Blattscheiden und Blätter aber waren strohfarbig gefleckt (Abb. 106 *Bt*) oder getupft; höchster Teil des Halmes nebst Basis der Ährenspindel rötlich strohfarbig, Ährenspindel selbst braungliedrig, lachsfarbig punktiert, am Grunde ganz kahl (*k*) und weiter aufwärts mit anfangs fädigen, später etwas breiter werdenden papierartigen Spelzen bedeckt (*sp*). Die Spitze der Ähre kann dabei noch zur vollständigen Entwicklung kommen, wie Abb. 106 *B* zeigt, und in dem Maße, wie man sich dem grünen Gipfelteil der Ähre nähert, sieht man, wie die fadenartigen, weißen Spelzen derber und größer werden und sich in ihrer Beschaffenheit dem normalen Zustande nähern. Bisweilen findet man Gruppen bereits ergrünter und fleischiger Spelzen im Verlaufe des kahlbleibenden Spindelteils (Abb. 106 *Bg*).

In Abb. 106 *A* ist ein Fall dargestellt, bei welchem die unteren normal und grün, die obersten zwar normal in Größe und Gestalt sind, aber ein rosa-strohfarbiges Aussehen haben. Zwischen Gipfel und Basis ist die Ährenspindel nackt. In den intensivsten Fällen der Beschädigung ist an den Stellen der Ähre nur eine kahle, braungliedrige, lachsfarbig punktierte Ährenspindel übriggeblieben. Die lachsfarbigen Punkte sind die Ansatzstellen der Ährchen, die durch üppig entwickelte Pilzrasen gefärbt sind.

Fast bei allen Formen der Kahlährigkeit biegt sich durch Vertrocknen des kahlen Spindelteils die Ährenachse krummstabförmig. An den im Bilde vorgeführten Beispielen erkennt man deutlich, daß die Kahlährigkeit ganz lokal wirkenden Ursachen ihre Entstehung verdanken muß. Wenn man diese Erscheinungen auf einem Felde studiert, auf welchem besonders viele Pflanzen Kahlährigkeit zeigen, bemerkt man, daß die Beschädigungszonen in annähernd gleicher Entwicklung der Stengel und Ähren erfolgt sein müssen. Es muß somit die schädigende Ursache für die Kahlährigkeit in einer kurzen Zeitspanne erfolgt sein. Je

[1]) Fischer, H., Versuche über die Frostbeschädigungen an Getreide und Hülsenfrüchten. Jahresb. d. Vereinig. f. angew. Bot. Bd. 13, 1915, 92.

[2]) Sorauer, P., Über Frostbeschädigungen am Getreide und damit in Verbindung stehende Pilzkrankh. Landw. Jahrb. Bd. 32, 1903, 1; Altes und Neues über die mechanischen Frostbeschädigungen. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. Bd. 24, 1914, 65; siehe auch Appel, O., Getreidekrankheiten. Pareys Taschenatlanten 10. Getreidekrankheiten. Tafel 19. Frostbeschädigung an der Ähre.

nachdem nun die nach ihrer individuellen Entwicklung in verschiedenen Stadien befindlichen Roggenpflanzen fortgeschritten waren, sind sie verschieden beschädigt worden. Daraus erklärt sich, daß bald der untere, bald der obere Teil der Ähre kahl geworden ist.

Bei Erwägung der Ursache der Kahlährigkeit liegt die Vermutung am nächsten, daß der an den Binden und namentlich an der Ährenspindel erkennbare und an den Ansatzstellen der Blüten in lachsrosa Rasen auftretende Pilz die Krankheit veranlaßt habe. Diese Annahme ist jedoch irrig, da auch schwere Beschädigungen der Spindel beobachtet worden sind, ohne daß die Gegenwart von Pilzen nachgewiesen werden konnte. Es ist deshalb dieser Pilz, der zur Gattung *Acremonium* gehört, ebenso wie das selten fehlende *Cladosporium* als eine sekundäre Ansiedlung anzusprechen.

Man findet an den Kahlstellen der Ährenspindel alle diejenigen Beschädigungsformen, die auch in den unteren Halmknoten frostbeschädigten Getreides bemerkbar sind; nur sind an Stelle der Gewebezerklüftungen die Membranquellungen vorherrschend. Dieselben sind besonders ausgedehnt an den Ansatzstellen der Ährchen, weil dort viel reichlicher parenchymatisches, frostemp-

Abb. 106. Verschiedene Formen der Kahlährigkeit.
Orig. Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

findliches Gewebe vorhanden ist. Und solche gummiähnlich verquollenen Gewebeherde liegen tief im Innern der Spindel. Durch diesen anatomischen Befund unterscheidet sich die Kahlährigkeit durch Frost von den ähnlichen, lange bekannten Ährenbeschädigungen durch andere Ursachen.

Ausschlaggebend ist der Umstand, daß es Sorauer gelungen ist, durch künstlichen Frost alle hier geschilderten Blatt-, Halm- und Ährenbeschädigungen hervorzurufen. Auch alle verschiedenen Formen der Körnerschrumpfung konnten experimentell erzeugt werden. Die Kahlährigkeit durch Frost tritt nur in einzelnen Jahren und in größerer Ausdehnung nur an bestimmten Lokalitäten auf.

9. Abfrieren von Frühjahrstrieben

Wenn die Spätfröste den Baum zu einer Zeit überraschen, in welcher die Laubknospen sich zu strecken begonnen oder auch zu kurzen Trieben sich schon entwickelt haben, dann treten mannigfaltige Beschädigungen und Regenerationserscheinungen ein. Einen bei Kirschen vielfach vorkommenden Fall stellt das Absterben des jüngsten Vegetationskegels in der sich erschließenden Laubknospe dar. Anfangs ist der Schaden nicht bemerkbar, da die sämtlichen Knospenschuppen intakt geblieben sind; nach einiger Zeit aber gibt eine eigentümliche Spreizung, hervorgerufen durch Rückwärtsschlagen der turgeszenten Schuppen und das Ausbleiben des Triebes, Veranlassung zur Untersuchung. Später kommen aus den unverletzt gebliebenen Seitenaugen schwächliche Nebentriebe und bisweilen gerade nach solchen Frühjahrsverletzungen auch verbänderte Triebe. Sorauer hat derartige Störungen durch künstliche Frostwirkungen hervorgerufen.[1])

Bei den in manchen Jahren innerhalb einzelner Lokalitäten häufigen Vorkommnissen dieser Art bemerkt man, daß in der Regel die bereits am weitesten in der Entwicklung fortgeschrittene Gipfelknospe ungestört weiter wächst. Dann erhalten die Zweige ein peitschenartiges Aussehen, indem ihre Spitze reich belaubt ist, während die unteren Internodien kahl bleiben. Eine andere bei älteren Birnentrieben bekannt gewordene Erscheinung bestand in der Schwärzung und dem Absterben der Basalpartie der jungen Triebe, die im übrigen noch grün erschienen und erst später vertrockneten.

Ein spezielles Studium hat Potonié den Erscheinungen des Wiederersatzes der durch Frost verlorenen Frühlingstriebe gewidmet.[2])

Die einzelnen Baumarten verhalten sich verschieden. Bei manchen Arten scheinen aus den unverletzt gebliebenen Basalaugen der erfrorenen Zweige seitliche Triebe hervorzukommen, wie z. B. bei *Castanea sativa* sowie bei *Celtis*- und *Platanus*-Arten. Wenn der junge Trieb ganz zerstört ist, erfolgt bei vielen Pflanzen die Neubelaubung durch Austreiben „akzessorischer Sprosse". Manche Holzarten legen nämlich bei zunehmend kräftiger Zweigernährung in der Achsel eines Blattes nicht eine, sondern durch Sprossen des inneren Knospenstammes mehrere Knospen in einer Längsreihe an („Unterknospen"). Diese Unter- oder „Beiknospen" kommen unter normalen Verhältnissen nur bei kräftigen Trieben einzelner Gehölze *(Cercis)* zur Entwicklung; bei Störungen aber, wie z. B. bei starkem Beschneiden,

[1]) Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

[2]) Potonié, H., Über den Ersatz erfrorener Frühlingstriebe durch akzessorische und andere Sprosse. Sitzungsber. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg XXII, 1880, 81; vgl. auch Laubert, R., Notizen über die diesjährigen Aprilfröste. Gartenflora LXI, 1912, 266—269.

bei Verbeißen und bei Frost, der den aus der Hauptknospe entstandenen Trieb vernichtet, bilden sie auch bei anderen Gehölzen das Ersatzmaterial, wie z. B. *Calycanthus floridus*, *Cercis siliquastrum*, *Gymnocladus*, *Liriodendron tulipifera* und *Robinia pseudacacia*, welche bis vier in der Blattstielbasis versteckte Unterknospen entwickeln. Andererseits kann auch der Ersatz aus anderen, ebenfalls schon volljährig angelegten, den sogenannten „Säumaugen" beschafft werden. Es sind dies in den Achseln basaler Knospenschuppen bisweilen regelmäßig zur Ausbildung gelangende Augen, wie man bei manchen Weidenarten deutlich wahrnimmt. Wenn die aus zwei Schuppen verwachsene Knospendecke abfällt, sieht man jeder Schuppenhälfte entsprechend eine Achselknospe, die bei Ausfall des Hauptzweiges zunächst Ersatz bilden kann.

In anderen Fällen greift der Baum zum Ersatz auf seine schlafenden Augen vorjähriger Triebe zurück, wie sich bei *Rhus*, *Carya glabra* und *Juglans rupestris* vorzugsweise beobachten ließ, während *Carya amara* und *Pterocarya fraxinifolia* vorwiegend Unterknospen zur Entfaltung brachten. Die Koniferen pflegen die erfrorenen Sprossen sowohl durch ein Erwecken bisher schlafender Augen als auch selbst durch Neubildung von Knospenanlagen in bisher knospenlosen Blattachseln, namentlich aus den Achseln der Schuppen an der Basis des Jahrestriebes zu ersetzen.

Bei Weinstöcken erfolgt die Regeneration, wenn der Frost das Hauptauge getötet hat, aus den Nebenaugen. Hier kommt es nur sehr auf die Zeit der Frostwirkung an. Ist der Tod des Hauptauges schon so früh im Jahre erfolgt, daß es zu seiner Streckung noch sehr wenig Reservestoffe verbraucht hat, dann reicht häufig das in der Rebe vorhandene Reservematerial noch aus, die Nebenaugen derartig zu kräftigen, daß noch Blütenknospen angelegt werden können. Stirbt das Hauptauge jedoch erst durch Maifröste, dann entwickeln sich die Triebe aus den Nebenaugen zwar kräftig, aber ohne Blütenansatz und können erst im nächsten Jahre allenfalls zur Fruchtbarkeit gelangen.

Über die Entstehung zahlreicher Blütenstände an den durch Frost beschädigten Zweigen von Morus, besonders am Grunde der abgefrorenen Frühjahrstriebe, berichtet Daikuhara.[1])

Einen eigenartigen Fall an Apfelbäumen in Norwegen beschreibt Sorauer[2]); es waren die jungen Fruchtzweige tonnenartig angeschwollen und zwischen ihnen der Terminaltrieb abgestorben. Neben gewissen Gewebebräunungen, die durch Frost veranlaßt sind, fanden sich im Marke eigentümliche Maserbildungen aus Gefäßbündelsträngen, aus denen Sorauer schließt, daß der betreffende Zweig zur Zeit der Beschädigung sich noch in sehr jugendlichem Zustande befand, und daß es sich dabei um Neubildung in dem durch den Frost gelockerten bildungsfähigen Gewebe handelt.[3])

10. Symptome der Frostschäden an Obstblüten

Da wir bei den natürlichen Frühjahrsfrösten nicht feststellen können, welches die ersten Frostwirkungen und welches nachträgliche Veränderungen sind, hat Sorauer[4]) künstliche Fröste auf Apfelblüten einwirken lassen.

---

[1]) Daikuhara, G., On the formation of flowers after frost. Bull. Imp. Centr. Agric. Exp. Stat. Jap. I, Nr. 2, Tokio.

[2]) Sorauer, P., Tumor an Apfelbäumen, Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. XXI, 1911, 27—36, Taf. 1, 2.

[3]) Über Frühjahrsfrostschäden an Forstgehölzen vgl.: Neger, Die Krankheiten unserer Waldbäume. 1919, 14ff.; Pillichody, A., Von Spät- und Frühfrösten und über Frostlöcher. Schweizer. Zeitschr. f. Forstwesen LXXII, 1921, 33—40, 2 Taf. u. Abb. (vgl. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. XXXII, 1922, 24f.); Schädelin, W., Beiträge zum Kapitel Spätfrost, ebendort, LXXI, 1920, 329—349; Roth, J., Maifrostschäden an Exoten. Centralbl. f. d. ges. Forstwesen, Wien XLVI 1920, 151—161. Beide vgl. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., XXXII, 1922, 25; Gräbner, Handbuch der Heidekultur, S. 241; Beitr. z. Kenntnis nichtparasit. Pflanzenkrankheiten an forstl. Holzgewächsen. Zeitschr. f. Forst- und Jagdwesen XLI, 1909, 241ff.

[4]) Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

Nachdem ein blühender Apfelzweig während zwei Stunden einer Temperatur von — 4° C ausgesetzt worden war, ergab die sofort nach dem Abheben des Gefrierzylinders vorgenommene Untersuchung, daß die sämtlichen Blumenblätter wie einzelne Stellen der Laubblätter eine glasige Beschaffenheit angenommen hatten.

Bereits nach wenigen Minuten (die Lufttemperatur betrug + 11° C) begann ein Erschlaffen und Braunwerden der glasig gewesenen Teile. Die Braunfärbung der Blattorgane ist also nicht direkte Wirkung der Kälte, sondern eine erst bei dem Auftauen sich geltend machende Erscheinung. Die in ihrer natürlichen Färbung unterseits rötlich angehauchten Blumenblätter wurden braunadrig und fleckig. Der Rand fing alsbald an zusammenzusinken und zu vertrocknen. Der Querschnitt zeigte, daß die Verfärbung weniger auf einer Bräunung der Zellwandungen als des Zellinhaltes beruhte, indem dieser rotgelbe bis braungelbe, zusammenhängende, meist in der Längsrichtung der Zellen sich lagernde Massen ausscheidet,

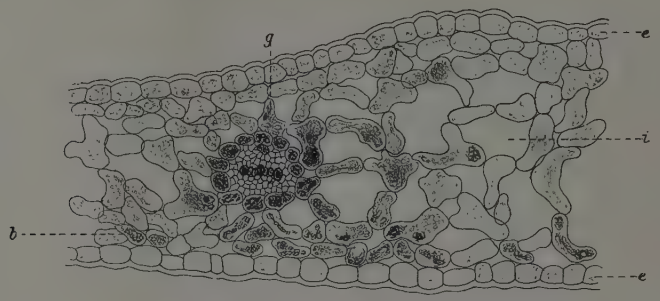


Abb. 107. Durch künstlichen Frost beschädigtes Blumenblatt vom Apfel.
Orig. Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

die an Karotin erinnern. Die einzelnen Zellschichten des Blumenblattes zeigten ein verschiedenes Verhalten. Die ausgeschiedenen gelben Massen waren namentlich reichlich unterhalb der farblos und in ihrer natürlichen Höhe verbliebenen Epidermis zu finden. Außerdem zeigten die Parenchymzellen, welche die Gefäßbündel der feinen Nerven begleiten, diese Ausscheidungen besonders ausgeprägt. Durch letzteren Umstand kam es, daß gerade die Aderung des feinen Blumenblattes dem bloßen Auge auffällig braun erschien. Bei dem schnell fortschreitenden Vertrocknungsprozeß sanken die Zellen des Mittelfleisches zusammen, während die Oberhautzellen in ihrer natürlichen Höhe verblieben.

Abb. 107 gibt ein Bild von einem Teile des Blumenblattes bald nach dem Herausnehmen aus dem Gefrierzylinder. Wir sehen das Blatt noch in seinen natürlichen Dimensionen mit den großen Interzellularräumen (*i*) zwischen den äußerst zartwandigen Blattfleischzellen und mit der unveränderten Epidermis (*e*). Die Verfärbung durch die gelbbraunen zusammengezogenen Inhaltsmassen (*b*) ist am intensivsten in der Umgebung des Gefäßbündels (*g*), und zwar besonders auf der Unterseite des Blumenblattes. Im Gefäßbündel sind die engen Spiralgefäße gebräunt.

In anderer Weise war der Bräunungsvorgang bei den Staubgefäßen verlaufen. Nach dem Herausnehmen aus dem Gefrierzylinder erhielten sie sich noch anscheinend unverändert, als die Blumenblätter schon zu welken anfingen. Erst später wurden die Staubfäden gelbbraun und die Staubbeutel bleichgelb. Der Querschnitt durch den Staubfaden zeigte, daß die Braunfärbung wesentlich durch die inhaltreiche Epidermis bedingt wurde. Zwar erschien in allen Geweben der Zellinhalt tropfig bis klumpig zusammengezogen und braun, aber die Substanzmenge in den inneren Zellen war so gering, daß die Färbung des gesamten Gewebes matter blieb. Die Spiralgefäße waren wie bei den Blumenblättern leicht braunwandig. Bei den Staubbeuteln hing die Verfärbung ebenfalls von der Menge des Zellinhaltes ab. Derselbe fand sich im Konnektiv am reichlichsten, und dieses erschien daher am tiefsten gebräunt, während die Staubbeutel selbst in ihrer Epidermis und den darunterliegenden palisadenartig

geordneten Faserzellen nur äußerst spärlich feste Inhaltsmassen aufwiesen und daher nahezu farblos erschienen. Die Reste des Grundgewebes in der Nähe des Konnektivs waren etwas dunkler.

Die schwersten Beschädigungen zeigten die Griffel, die schon beim Verlassen des Gefrierzylinders tiefbraun und verbogen aussahen. Ein Zusammensinken des Gewebes war zunächst nirgends bemerkbar. Die Narbenpapillen erschienen straff und mit gebräuntem,

Abb. 108. Querschnitt durch einen jungen frostbeschädigten Fruchtbecher des Apfels.
Orig. Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

plasmatischem Inhalt angefüllt. Sie hielten auch noch, wie im frischen Zustande, die etwas gequollenen und daher verschieden gestalteten, mit trübem, gleichmäßigem Inhalt erfüllten Pollenkörner fest. Am Griffel waren wie bei den Staubfäden die peripheren Schichten am inhaltsreichsten und daher in Inhalt und Wandung am tiefsten braun gefärbt.

Von mechanischen Störungen bemerkte man hier und da im Griffel wie im Staubfadengewebe tangentiale Lücken, die teils durch Auseinanderweichen, teils aber auch durch Zerreißung von Zellen entstanden waren. Nach dem behaarten Griffelfuß hin, dessen inhaltarme Haare eine Bräunung der Wandung erkennen ließen, nahm die Zahl und Größe der Gewebelücken zu. Hier erweitert sich das Gewebe des Griffelfußes bereits zu fünf auseinanderweichenden, mit ihrer Spitze nach dem Zentrum gerichteten, stumpf kegelförmigen, parenchymatischen Gruppen als Übergangsstelle in die fünf Fruchtblätter. Jedes derselben läßt eine epidermale Umkleidung und ein parenchymatisches Innenfleisch unterscheiden. In dem in Abb. 108 dargestellten Querschnitt eines Apfelfruchtbechers sehen wir das zukünftige Apfelfruchtfleisch von zahlreichen, regelmäßig gestellten Gefäßbündeln (*g*) durchzogen.

Der mit einer festen Epidermis (*e*) umkleidete Fruchtbecher setzt sich nach innen in fünf ankerförmige Äste (*a*) fort. Es sind dies die fünf Fruchtblätter, zu welchen sich die Griffel erweitern; an ihren umgeschlagenen Rändern, die im Querschnitt wie Ankerarme erscheinen (*r*), bilden sich im unteren Teil des Fruchtbechers die Samenknospen, die ihre Ernährung durch die Gefäßbündel (*ge*) finden. Die Samenfächer (*sf*) und der Hohlraum (*h*), der in der Mitte von den nichtverwachsenden Fruchtblatträndern freigelassen wird, finden sich mit regelrechter Epidermis ausgekleidet (*e'*). Die Zellen der Epidermis erweisen sich sowohl an der Achsenseite (*br*) als auch innerhalb des Fruchtbechers am inhaltreichsten und daher auch am tiefsten gebräunt, während die Zentrale, zunächst noch meristematische Partie jedes Fruchtblattes nur schwach verfärbt ist.

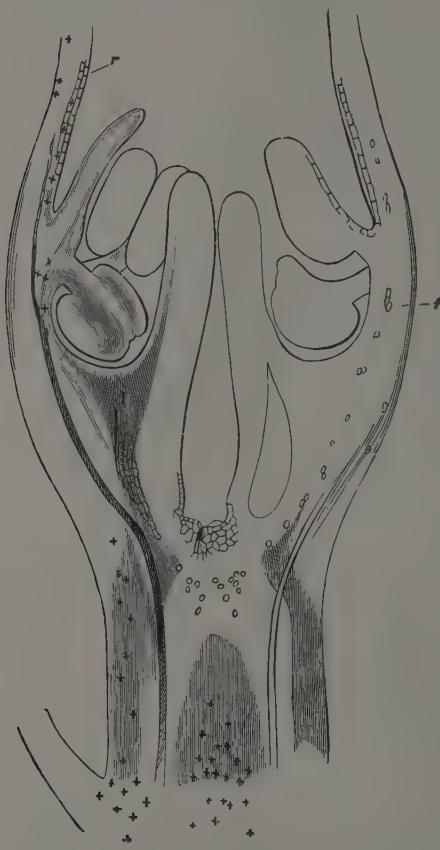


Abb 109. Die in der Knospe durch Frost beschädigte Anlage einer Apfelblüte.
Orig. Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

Eine Zerklüftung des Gewebes, die sich im Auftreten tangentialer Lücken (*l*) durch Trennung der kollenchymatischen Schichten (*c*) vom inneren Fruchtfleisch (*m*) kundgibt, ist in der Übergangszone vom Griffel zum Fruchtknoten schon bei schwachen Vergrößerungen bemerkbar. Es ist hervorzuheben, daß dabei tatsächlich auch, wie in den Staubgefäßen ein Zerreißen von Zellen (*z*) stattfindet, während bei derberen Geweben nur das gewöhnliche Auseinanderweichen der Zellagen vor sich geht.

Wie sehr von der Beschaffenheit des Zellsaftes die Frostempfindlichkeit abhängt, mag die Abbildung einer jungen, von scharfem Frost getroffenen Apfelblüte zeigen (Abb. 109).[1]) Die daselbst einseitig ausgeführten Schattierungen und sonstigen Bezeichnungen gelten selbstverständlich für beide Hälften. Alle schraffierten Stellen bezeichnen Gewebe mit bereits deutlich luftführenden Interzellularräumen; bei *r* ist durch die Glyzerinreaktion Zucker nachweisbar; die Kreuze bezeichnen die Gegenden mit bereits so weit fortgeschrittenem Stoffwechsel, daß reichlich oxalsaurer Kalk abgelagert wird. Die Ringe sollen die einzelnen frostgebräunten Zellen andeuten; alle jüngeren, plasmareicheren Innenteile sind gesund geblieben; die dunkle Linie ist ein Gefäßbündelstrang.

Ähnliche Erscheinungen beobachtete Roberts[2]) an Blütenknospen der Sauerkirsche. Die Kälteschäden waren als Bräunungen im Gewebe zu sehen. Die

[1]) S. auch Zacharowa, P. M., Über den Einfluß niedriger Temperaturen auf die Pflanzen. Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 65, 1925, 61.

[2]) Roberts, R. H., Better cherry yield in Wisconsin. Wisc. Agric. Exp. St. Bull. 344, 1922.

Gewebepartien, deren Zellen sich durch eine große Vakuole auszeichneten und daher eine relativ weit fortgeschrittene Entwicklung bewiesen haben, waren besonders empfindlich. „Diese sind am häufigsten am jungen Markteil hinter der Fruchtknotenanlage, in demjenigen Gebiet, das später zum Blütenstiel wird, zu finden. Aber auch Teile des Griffels, der Kelchblätter und der Samenanlagen können beschädigt werden.“ [1])

11. Unfruchtbarkeit der Obstgehölze als Folge von Kälteschäden

Der Ausfall des Fruchtansatzes der Obstbäume kann in verschiedenen Zeiten durch Kälteschäden verursacht sein. Es ist möglich, daß in der Winterruhe die Blütenanlagen zugrunde gehen, während die Blattknospen und Zweige unbeschädigt bleiben. Im Frühjahr treiben die erfrorenen Knospen nicht aus und werden vom Baum abgeworfen.[2])

Mit dem Fortschritt der Vegetationsentwicklung wächst die Empfindlichkeit der Obstgehölze gegen Kälte, so daß die Blütenknospen, die bekanntlich meist in der Entwicklung vorauseilen, durch Kälterückschläge leiden können, nachdem sie in der Winterruhe viel tiefere Kältegrade überstanden haben.[3])

Ein Frost in der Blütezeit muß nicht immer durch Abtöten der ganzen Blüte die Unfruchtbarkeit der Bäume hervorrufen. Es ist eine den Gärtnern bekannte Erscheinung, daß bei Spätfrösten im Frühjahr häufig die ganze Blüte des Obstes oder der Erdbeeren scheinbar ohne Schaden geblieben ist, die genaue Untersuchung zeigt aber, daß die Fruchtknoten erfroren sind; das „Herz“ der Blüte ist geschwärzt.[4])

Hierbei werden hauptsächlich die weiblichen Befruchtungsorgane der Blüte von der Kälte geschädigt.[5]) Die Pollen haben dagegen eine außerordentliche Widerstandsfähigkeit.[6])

Die Kälteempfindlichkeit der Obstblüte ist weniger eine Eigenschaft der Sorte als des Alters, des Entwicklungszustandes der Knospe oder Blüte.[7]) Weil

---

[1]) Zit. nach Kobel, F., Die verschiedenen Formen der Sterilität bei unseren Obstgewächsen. Vierteljahresschr. d. Naturforsch. Ges. i. Zürich. Bd. 75, 1930.

[2]) Werth, E., Zur Kenntnis der Blüten- und Fruchtschädigungen der Obstgewächse. Angew. Bot. 7, 1925, 121; Kobel, F., Die verschiedenen Formen der Sterilität bei unseren Obstgewächsen. Vierteljahresschr. d. Naturforsch. Ges. i. Zürich, 75, 1930; Neilson, J. A., Winter injury to fruit trees. Farmers Advocate 1919. Zit nach Kobel s. [1]). 1930.

[3]) Beach, F. A. and Allen, F. W., Hardiness in the apple as correlated with structure and composition, Jowa Sta. Res. Bul. 21, 1915, 159; Garcia, Fabin and Riguy, J. W., 1914. Hardiness of fruit beed and flowers to frost. New Mey Agr. Exp. Stat. Bull.89; Strausbaugh, P. D., 1921. Dormancy and hardiness in the plum, Bot. Gazette 71, 337; Roberts, R. H., 1922. Better cherry yield in Wisconsin. Wisc. Agr. Exp. Stat. Bull. 344.

[4]) Laubert, R., Schäden durch Frühjahrsfröste. Gartenflora 61, 1912, 266; Glossen zu den Schädigungen der Vegetation durch die diesjährigen Aprilfröste. Gartenwelt 17, 278.

[5]) S. Symptome der Frostschäden an Blüten. Roberts, R. H., s. S. 548. 1922.

[6]) Ewert, Die Widerstandsfähigkeit der einzelnen Organe der Obstblüte in Besonderheit des Blütenpollens gegen Frost. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. Bd. 20, 1910, 65. Über die Kälteresistenz der Pollen anderer Pflanzen siehe Rittinghaus, P., Über die Widerstandsfähigkeit des Pollens gegen äußere Einflüsse. Inaug.-Diss. Bonn 1887, 142.

[7]) Kellner-Wolkenstein, Die Widerstandsfähigkeit der Obstblüten. Der Obstzüchter 1919, 34.

kräftige Knospen sich eher zu entwickeln beginnen, kann man beobachten, daß an ein und demselben Baum die schwächeren einen Frost überstehen und die kräftigeren geschädigt werden.[1])

Der weitverbreitete Glaube, daß kernlose Früchte entstehen, weil die Narbe oder der Griffel einer Blüte durch Kälte beschädigt und darum befruchtungsunfähig sind, ist ein Irrtum. Die „Jungfernfrüchtigkeit" ist eine Eigenschaft gewisser Obstarten und -sorten. Es wird lediglich eine besondere Häufigkeit kernloser Früchte nach einem Frost dadurch vorgetäuscht, daß Obstarten- und sorten, die diese Eigenschaft besitzen, trotz der an den Befruchtungsorganen ihrer Blüten entstandenen Frostschäden Früchte entwickeln können.[2]) Die „physiologische Taubheit" (Befruchtungsunfähigkeit) der Blüten, die Werth[3]) auf Ernährungseinflüsse zurückführte, kann also auch ein Kälteschaden sein.[4])

12. Kälteschäden an Früchten

Als Folgen leichter Frostbeschädigungen an jungen Früchten treten (bei Äpfeln, Birnen, Pflaumen, Weinbeeren usw.) die sogenannten Rostringe auf. Man versteht darunter verschiedenartige, namentlich bei Kernobst meist in ringförmigen Zonen sich ausbreitende Korkbildungen der Fruchtschale. Bei manchen Sorten ist das Erscheinen korkfarbiger Zeichnungen ein ganz normaler Vorgang. Die Reinetten besitzen beispielsweise vielfach sternförmige, kleine Rostpunkte. Die sogenannten „gestrickten Reinetten" zeigen linienartige Korkzeichnungen auf der Fruchtoberhaut, und manchmal erlangen solche Korkbildungen auch eine flächenartige Ausdehnung, wie z. B. bei der französischen Reinette, Parkers grauem Pepping, bei der grauen Herbstbutterbirne, der Mispel usw. Krankhaft ist nur die in manchen Jahren hochgradig gesteigerte Ausdehnung auf viele sonst glatt bleibende Sorten und die Ausbreitung der Korkbildung über den größten Teil der Frucht.[5])

Die Anfangsstadien zeigen sich in früher Jugend. Man bemerkt zunächst nach Eintritt sehr später Maifröste, daß einzelne Gruppen von Oberhautzellen braunen Inhalt bekommen und abzusterben beginnen. Unterhalb solcher Stellen bildet sich Tafelkork, wodurch die absterbende Epidermis etwas vorgewölbt wird. Stellenweise vertrocknen die Epidermiszellen und bleiben nebst den erstgebildeten Korkzellen als Schülfern auf der nunmehr stumpf lederfarbigen Fruchtoberfläche sitzen. Während des Schwellungsprozesses der jungen grünen Frucht schreitet die Korkbildung in das Fruchtfleisch hinein weiter fort, so daß größere Gruppen von parallelen Reihen senkrecht zur Oberfläche angeordneter Zellen entstehen. In einem speziellen, bei „Amanlis Butterbirne" beobachteten Falle zeigten diese reihenweise angeordneten Zellen dieselbe Ausdehnung wie die Oberhautzellen; sie erwiesen sich aber nur in ihren peripherischen Lagen wirklich verkorkt, während die hellen dicken Wandungen der tieferliegenden Zellen Zellulosereaktion zeigten. Je stärker die Neubildung ist, desto mehr werden die über ihnen liegenden, absterbenden Zellagen zersprengt, und die Fruchtoberfläche wird schuppig rauh.

Überall da, wo die verkorkten Stellen eine zusammenhängende Fläche bilden, wird das fortschreitende Wachstum der Frucht behindert, und die Folge ist,

---

[1]) Kobel, s. S. 549. 1930.

[2]) Ewert, R., Die Jungfernfrüchtigkeit als Schutz der Obstblüten gegen die Folgen von Frost und Insektenschäden. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. Bd. 21, 1911, 193.

[3]) Werth, s. S. 549. 1925.

[4]) Kobel, s. S. 549. 1930.

[5]) Vgl. auch Naumann, A., Eigenartige Frostschäden an Apfelfrüchten. Zeitschr. f. Obst- und Gartenbau. Dresden, Nr. 2, 1912.

daß die Frucht klaffende Sprünge bekommt. In diese wandert besonders gern die *Monilia* hinein und mumifiziert die Früchte.[1])

Bei flaschenförmigen Birnen erscheint manchmal der die Kelchzipfel tragende, bauchige Teil der Frucht rosig-grauschuppig und die Stielhälfte glatt und grün. In anderen Fällen zeigt sich ein breites korkfarbiges Band in der Nähe der Kelchhöhle usw. Bisweilen ist mit diesem Einreißen der Wachsglasur und Absterben der Oberhautzellen eine Ausbildung des neu darunter entstandenen Gewebes zu Steinzellen verbunden, und diese treten später in kreisförmigen Herden an die Fruchtoberfläche. Da solche Veränderungen sich meist einseitig zeigen, so bleibt die korkfarbige steinzellige Fruchtseite vielfach im Wachstum zurück, und es entstehen Krüppelfrüchte.[2])

Pole Evans[3]) nimmt an, daß die Stippflecken der Äpfel durch Temperaturwechsel verursacht werden können.

Über Frostschäden an älteren Früchten wurde aus der Schweiz berichtet.[4]) Dabei handelt es sich um einen Fall, bei dem unter der Bedingung verspäteter Reife viel Obst durch Novemberfröste beschädigt wurde.

Mit der Frage nach einer Transportgefährdung durch Frost haben Diehl und Wright[5]) die Kälteschäden an Äpfeln untersucht und die Schadbilder beschrieben. Nach diesen Untersuchungen können Äpfel 7 bis 8° unter ihre Gefriertemperatur unterkühlt werden. Wenn die Frucht in Ruhe gelassen wird, kann sie die Abkühlung ohne Eisbildung überstehen, und es tritt dann auch keine sichtbare Schädigung auf. Diehl und Wright haben zwei Gruppen sichtbarer Frostschäden festgestellt, die voneinander unabhängig sind. Die Symptome der einen Gruppe treten an der Schale auf und äußern sich als unregelmäßig gezeichnete, braune Verfärbungen. Die Merkmale der zweiten Gruppe sind als Verfärbungen des inneren Apfelgewebes zu sehen. Beide Gruppen sind unter sich mannigfaltig in den Formen und Intensitäten der Schadbilder. Die Schäden des inneren Gewebes können sich auf das Leitungsgewebe beschränken und als braune netzartige Zeichnungen in Erscheinung treten, wie wir sie auch als schwarzgefärbte bei den Kälteschäden der Kartoffeln beschrieben haben. Andere Schäden äußern sich als dunkle Verfärbungen des Gewebes um das Kerngehäuse. In wieder anderen Fällen ist der Gesamtquerschnitt des Apfels leicht bis stark rötlichbraun verfärbt, und schließlich können Bilder der verschiedensten Kombinationen der beiden Gruppen und der Untergruppen zustande kommen.

Der Umfang des Frostschadens ist von der Tiefe der Temperatur, der Dauer der Kälteexposition, vom Sortencharakter und von individuellen Eigenschaften

---

[1]) Vgl. Monilia in Bd. 2.

[2]) Vgl. ähnliche Erscheinungen als Folge fehlerhafter Schädlingsbekämpfung. Spritzschäden! Ferner vgl. auch: Beulenkrankheit bei Äpfeln und Birnen, die durch saugende Insekten und auch durch Dürre hervorgerufen werden kann.

[3]) Pole Evans, J. B., Bitter pits of the Apple. Transvaal Departm. of Agric. Techn. Bull. I, 1909.

[4]) Schweizer Zeitschr. f. Obst- und Weinbau. **28**, 1919, 441; vgl. auch: Laubert, Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. Bd. 30, 1920, 257; dort auch stärker und schwächer beschädigte Sorten.

[5]) Diehl, H. C. und Wright, R. C., Freezing injury of apples. Journ. of Agr. Res. Bd. 29, Nr. 3, 1924, 99.

der Frucht abhängig. Mit der Tiefe der Abkühlungstemperatur wird der Schaden größer und wahrscheinlich in einer Abhängigkeit von der Menge des sich bildenden Eises.

Wird der Apfel im gefrorenen Zustande gedrückt oder gequetscht, dann hat dieses eine vergrößerte Schädigung besonderer Art zur Folge. Von der Druckstelle aus strahlt ein verfärbtes Gewebe zunächst geschlossen, dann streifig mit verschwommenem, leicht verfärbtem Untergrund konzentrisch zum Kerngehäuse.

In der Arbeit von Diehl und Wright sind spezielle Ausführungen über die Abhängigkeit des Frostschadens von der Verpackung und über die Qualität der Äpfel nach Kältewirkungen.

13. Erfrieren von Gehölzwurzeln

Jedem Gärtner ist die Notwendigkeit bekannt, Gehölze wärmerer Gebiete, die bei uns in strengen Wintern leicht erfrieren, zum Schutze mit einer Streudecke (kurzer Dünger, Stroh, Laub usw.) auf dem Boden über den Wurzeln zu versehen. Sie zeigen sich dann erfahrungsgemäß viel widerstandsfähiger gegen den Frost als ohne solche Decke.

Nach schneelosen Wintern finden sich deshalb nicht selten bei den verschiedenartigsten Gehölzen die Wurzeln von Laubhölzern erfroren, während die oberirdischen Achsenteile am Leben geblieben sind. Die Erscheinung erklärt sich dadurch, daß nach den Untersuchungen von Arnold Engler[1]) die Laubhölzer, abweichend von den Nadelhölzern, während der Wintermonate ein gewisses Maximum des Wachstums, soweit dieses nicht durch die Kälte gehemmt ist, zeigen; in den warmen Perioden wächst die Wurzel weiter; deshalb bevorzugen die Gärtner für die Pflanzung von Laubhölzern möglichst den Spätherbst. Weil die Wurzeln sich in dieser Zeit aber in keinem Zustande der Ruhe befinden, sind sie frostempfindlich, und jeder Gärtner weiß, daß er selbst bei gelinden Frösten von wenigen Graden unter Null aus dem Boden genommene Gehölze nicht ohne Wurzelbedeckung liegen lassen darf. Bei nur -2^0 erfrieren die Wurzeln von Erlen und anderen heimischen Gehölzen; sie sind dann glasig und verjauchen.

Bei der Anlage von Gehölzkomplexen aus Laubhölzern wird man nur dann die sonst vorteilhafte Herbstpflanzung unbedenklich ausführen können, wenn es sich um frostharte Gehölze handelt, oder wenn man so früh im Herbste mit der Pflanzung vorgeht, daß man noch ein Anwurzeln annehmen darf. Daß eine Bildung feiner Haarwurzeln noch im Winter stattfinden kann, beobachtete schon Duhamel.[2]) Bei Baumanlagen von geringerer Ausdehnung wird sich durch Bedeckung des gelockerten Bodens das tiefere Eindringen der Kälte in demselben abschwächen lassen.

Nadelhölzer pflanzt man im allgemeinen im August oder Mai; bei der Pflanzung gemeinsam mit den Laubhölzern würden sie längere Zeit, ohne angewurzelt zu sein, der Verdunstung ausgesetzt werden.

---

[1]) Engler, A., Untersuchungen über das Wurzelwachstum der Holzarten. Mitt. der Schweiz. Zentralanst. für forstl. Versuchswesen. Bd. 8, S. 247. Ref. in Bot. Ztg. Bd. 61, II, 1903, 377

[2]) Duhamel, Des semis et plantation des arbres, S. 153.

Die Empfindlichkeit der Wurzeln, besonders der der Laubhölzer gegen Frost ist auch der Grund für die zahlreichen Fehlschläge bei der vor einigen Jahrzehnten empfohlenen Pflanzung mit dem Frostballen. Man ließ die abgegrabenen Ballen vor dem Transport gefrieren oder besprengte sie gar zur besseren Haltbarkeit mit Wasser. Wenn auch das sich bildende Eis das Innere vor starken Temperaturschwankungen schützte, waren doch die äußeren Enden besonders der stärkeren abgeschlagenen Wurzeln erfroren, und ergaben sich nach dem Auftauen Verjauchungsherde. Ältere Platanen sahen wir z. B. auf dem Dönhoffplatze in Berlin[1]) danach eine längere Reihe von Jahren kränkeln, ehe sie endlich festen Fuß faßten.

Ebert[2]) berichtete über ein ungewöhnliches Nachlassen der Wuchsfreudigkeit und andere Schäden an Obstgehölzen im Jahre 1920, die er auf Frosteinwirkungen auf die Wurzeln zurückführt.

14. Die Kältetodschäden der Holzgewächse

Das einfachste Bild des Kältetodes eines Baumes ist dann gegeben, wenn nach einem kalten Winter der getötete Baum im Frühjahr nicht mehr ausschlägt, im Sommer kahl steht und vertrocknet.

Nach dem Absterben wird das sonst frisch-saftige, helle innere Rindengewebe weich, verändert seine Farbe bis dunkelbraun, sinkt zusammen, vertrocknet schließlich und wird spröde-brüchig-bröcklig. Beim Eintrocknen kann die Rinde reißen und sich in kleineren oder größeren Stücken vom Holzkörper lösen, so daß dieser entblößt wird. Bei jungen Bäumen und Zweigen kann es vorkommen, daß sich nur das Periderm vom ebenfalls abgestorbenen Rindenparenchym löst, längs und quer aufreißt und als lockenartige, flatternde, trockene Fetzen an den Zweigen hängen bleibt.[3]) (Abb. 110.) (Frostlappen, Korklocken.)

Abb. 110. Flatterig aufgerissene Korklamellen an frostbeschädigten Zweigen. Orig. Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

Komplizierter werden die Erscheinungen des Kältetodes der Bäume, wenn lediglich eine partielle Schädigung zustande gekommen ist, und diese Stellen oder Teile des Baumes so wichtig in seinem Gesamtgetriebe sind, daß er durch die Störung einer seiner Funktionen zugrunde geht.

Wir haben in einem vorstehenden Abschnitte schon die besondere Kälteempfindlichkeit der Gehölzwurzeln behandelt und ausgeführt, daß ein junger Baum dadurch vernichtet sein kann, daß lediglich seine Wurzeln, aber nicht seine oberen Teile erfroren sind. Solche physiologisch bedingten Resistenzunterschiede können auch bei älteren Bäumen die Ursache eigenartiger Erscheinungen des Kältetodes sein. Beim Obstgehölze sind es mitunter an einem Baume auch genotypisch bedingte Resistenzunterschiede, die sich in ähnlichem Sinne aus-

[1]) Sorauer, n früheren Auflagen dieses Handbuches.

[2]) Ebert, W., Die Frostwirkungen der letzten Jahre in ihrem Einfluß auf die Entwicklung der Obstbäume. Gartenwelt **24**, 1920, 78—480.

[3]) Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

wirken. Steht doch oft bei einem Obstbaume auf einem „Wurzelbildner" ein „Stammbildner" mit ganz anderen Erbanlagen und auf diesem wieder ein „Kronenbildner", der einen dritten Genotypus darstellt. Daß diese drei zu einem Organismus verkoppelten Individuen mit ihren verschiedenen Erbanlagen auch verschiedene Kälteresistenzeigenschaften besitzen können, ist oft daran zu sehen, daß an einem Baum nur der Stamm erfroren ist, oder auf einem erfrorenen Wurzelhals ein gesunder Stamm und auf diesem eine gesunde Krone sitzt. Die genetischen Faktoren der Kälteempfindlichkeitsunterschiede sind aber nur ein Teil der bei Kälteschädigungen maßgebenden Faktoren. Gleiche Aufbauten der Bäume können unter verschiedenen Bedingungen verschieden gerichtete Verhältnisse der Schadbilder ergeben. Eigenartigerweise ist nur in seltenen Fällen die Krone und fast nie sind die physiologisch bedingt resistenteren Knospen während der Winterruhe die empfindlichsten Teile eines Obstbaumes.[1]) Mit dem Beginnen der Vegetationsentwicklung, oder besser gesagt, mit der Veranlassung zum Beginn der Vegetationsentwicklung verliert die Knospe ihre hohe Kälteresistenz[2]), so daß erfrorene Knospen meist die Folge von Spätfrösten sind.

Der Umstand, daß auf einem abgestorbenen Stamme eine gesunde Krone oder zumindest gesunde Knospen sitzen können, führt dazu, daß der Baum im Frühjahr noch eine Blüte treibt und dann in der vollen Blütenpracht plötzlich abstirbt. Speziell bei Obstbäumen können die Erscheinungen des Kältetodes noch komplizierter sein.

Wie wir es weiter oben schon ausgeführt haben[3]), gibt es viele Todesarten, an denen ein Pflanzengewebe unter der Wirkung der Kälte zugrunde gehen kann. Ferner haben wir schon dargestellt[4]), daß die Resistenz des Pflanzengewebes gegen die eine oder andere Todesart sich ändern kann. Schließlich müssen wir noch bemerken, daß die Resistenz der verschiedenen, ungleichen Gewebetypen, aus denen eine Pflanze zusammengesetzt ist, ebenfalls gegen die verschiedenen Todesarten sich verschieden verhält und dazu noch jeder Gewebetyp seine Kälteresistenz in weitem Maße ändern kann. Dies hat zur Folge, daß nach Kältegraden, die eine tötende Wirkung haben können, in kaum zu verstehender oder wenigstens nicht systematisch zu übersehender Unregelmäßigkeit ein Teil der vertikalen Gliederung des Baumes durch Kälte geschädigt und durch seinen Ausfall das Zusammenwirken der verschiedenen Teile gestört werden kann, oder auch ein Teil des Wurzel-, Stamm- und Astquerschnittes, also ein Teil der horizontalen anatomischen Gliederung, besonders leidet und eine Schädigung des Baumlebens oder eine Verminderung der wirtschaftlichen Verwertbarkeit hervorruft. Ähnlich wie wir schon bei der Besprechung des Verhaltens krautiger Pflanzenteile nach akuter Frostwirkung betont haben[5]), müssen wir auch hier wieder hervorheben, daß es keine Regelmäßigkeit gibt, nach der man sagen könnte, dieser oder jener Teil des Baumes oder dieser oder jener Teil des Gewebes sei empfindlicher und würde besonders stark von der Kälte betroffen. Wenn von einer Baumart oder -sorte gesagt wird, daß bei ihr ein bestimmter Teil besonders unter der Kälte leide oder resistent sei, dann ist diese Erkenntnis

[1]) Beobachtungen des Verfassers.
[2]) S. Unfruchtbarkeit der Obstgehölze als Folge von Kälteschäden.
[3]) S. 496. [4]) S. 526. [5]) S. 526.

lediglich ein tückisches Spiel des Zufalls, eine häufige Beobachtung einer bestimmten Möglichkeit von vielen. Wir werden im folgenden einige dieser Möglichkeiten und ihre Folgen darstellen.

Es braucht nicht immer das gesamte Gewebe eines Baumteiles unter der Kälte gelitten zu haben, auch wenn lediglich das Kambium oder ein Teil des Kambiums geschädigt wurde, kann der Baum oder können Teile des Baumes zugrunde gehen. Die Obstzüchter pflegen die gebräunte Kambialregion als Zeichen einer Frostbeschädigung anzusehen. Man findet vielfach diese Zone als „Frostlinie" bezeichnet. Wir verstehen unter diesem Ausdruck die bei mikroskopischer Prüfung frostbeschädigter Gewebe sich zeigenden braunen, ringförmigen oder in Zickzacklinien auftretenden Streifen zusammengesunkener, verquollener parenchymatischer Zellen.

Genauer untersucht hat Sorauer[1]) die Erscheinung an Zweigen eines Apfelbaumes, der vorher schon im Glashause angetrieben und im Mai nur für 22 Minuten einer Kälte von — 4° C ausgesetzt worden war.

Bei der Mitte Juni ausgeführten Untersuchung eines Zweiges, dessen Spitze erfroren war, zeigte sich äußerlich eine scharfe Grenze zwischen dem abgestorbenen und dem lebendig gebliebenen Teile. Diese Wahrnehmung macht man bei allen Frostschäden. Es macht sich nicht nachträglich eine allmähliche Ausdehnung der Schädigungszone bemerkbar, wenn nicht sekundäre Faktoren, z. B. holzzerstörende Pilze, zur Mitwirkung gelangen. Wohl aber kann die Frostwirkung selbst in das gesunde Gewebe hinein durch Abtöten bestimmter Gewebepartien ausstrahlen, wie dies im vorliegenden Versuche der Fall war. Zerschnitt man nämlich den an seiner Spitze erfrorenen und abgestorbenen Zweig unmittelbar neben dem an das tote Gewebe anstoßenden gesundgebliebenen und austreibenden Auge, so sah man einen braunen, scharf abgegrenzten Streifen von den toten Stellen aus in den gesunden Achsenteil hinein an drei gesunden Augen vorbei sich fortsetzen. Er durchlief die Achse von außen nach innen in diagonaler Richtung.

Die scharfe Umgrenzung, welche der braune Streifen zeigte, und sein diagonaler Verlauf erklärten sich bei der mikroskopischen Untersuchung, welche nachwies, daß wir es mit dem Hauptgefäßbündel des untersten toten Auges der erfrorenen Spitze zu tun hatten. Es war also hier der Fall eingetreten, daß der Tod des Auges allmählich auch das Absterben des im gesunden und gesund bleibenden Gewebe verlaufenden Zuleitungsstranges (Gefäßbündels) nach sich zog. Dies wäre also die einzige Nachwirkung, die bei Frostbeschädigungen eintreten kann, falls nicht nachträglich Parasiten eingreifen.

Es wurde nun von dem völlig erfrorenen Gewebe aus mit dem Schneiden immer mehr abwärts in den gesunden Basalteil des Zweiges hinabgegangen und beobachtet, welche Störung am weitesten von dem Frostherde aus sich in das gesunde Gewebe hinein fortgepflanzt hatte. Als solche zeigte sich die Quellung der Interzellularsubstanz bzw. Mittellamelle (Abb. 111).

Dieses streifenweise Aufquellen und Braunwerden der Interzellularsubstanz fand Sorauer im allgemeinen häufiger in der Richtung der Tangente als in der der Markstrahlen, namentlich oft in der Nähe des alten Herbstholzes, also in den ersten gefäßreichen Lagen des Frühjahrsholzes. Man trifft diesen Zustand der Interzellularsubstanz selten allein; meist ist er schon verbunden mit einer leicht gelblichen Färbung und Quellung der sekundären Membran der anliegenden Holzzellen (Abb. 111 *h*). Diese Veränderung wird in einzelnen Fällen derartig intensiv, daß das ganze Lumen der Zelle bis auf einen engen, spaltenförmigen Hohlraum ausgefüllt wird (*h h*).

Mit der Quellung wird die Lichtbrechung außerordentlich schwach; nur die äußere Membran und die festere Innenauskleidung behalten ihr starkes Lichtbrechungsvermögen. Die Quellung kann so stark werden, daß auch die äußere Membran zerreißt (*p*), und dieses Zerreißen trifft in der Regel mehrere nebeneinander liegende Zellen, so daß die veränderte, sekundäre Membran

[1]) Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

mit der gequollenen Interzellularsubstanz zu einem gleichmäßigen, gelben bis braunen Streifen verschmilzt, in welchem parallel gelagerte Reste der primären Membran kenntlich bleiben (*st*).

Im Gegensatz zur Bezeichnung „Krebs", welche in den Kreisen der Praktiker für die heterogensten Erscheinungen einer allmählich sich ausbreitenden Er-

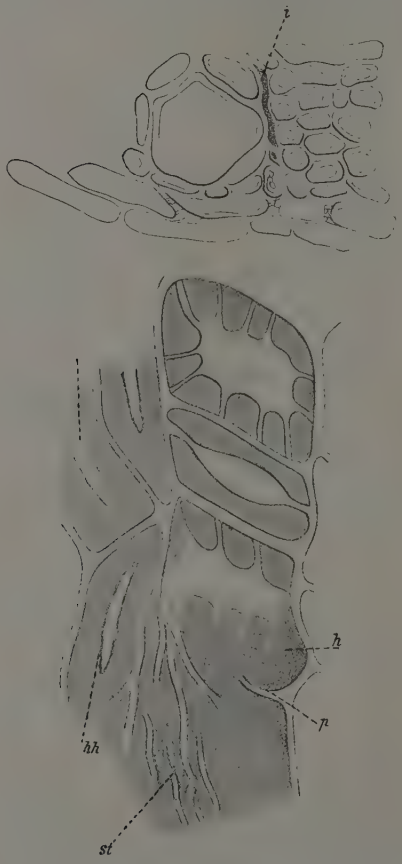


Abb. 111. Quellung der Zellmembranen nach künstlicher Frostwirkung. Orig. Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

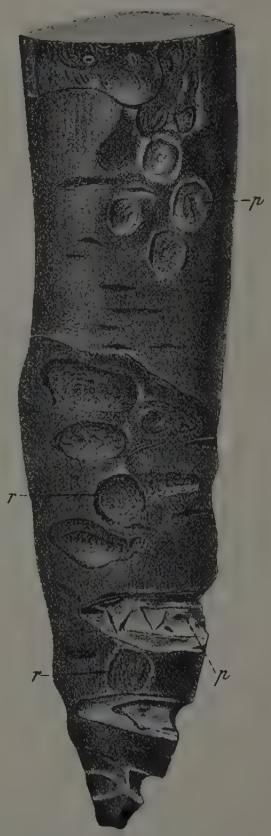


Abb. 112. Frostplatten an Birnenrinde. Orig. Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

krankung Verwendung findet, versteht man unter „Brand"[1]) die Folgen eines Kälteschadens der Rinde, das Auftreten toter, schwärzlich verfärbter, dem Holzkörper aufgetrockneter Rindenstellen. Bei glattrindigen Stämmen bemerkt man

[1]) Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches, soweit nicht in den folgenden Ausführungen andere Literatur angegeben ist.

auch an Stelle größerer zusammenhängender Brandflächen oft zahlreich einseitig am Baum erscheinende kleine, eingesunkene, einem Fingereindruck ähnliche Rindenflecke, die man als „Frostplatten" (Abb. 112) zu bezeichnen pflegt.

Dieses partielle Absterben der Rinde ist als eine partielle Tötung der Rinde durch Frostwirkung anzusehen, welche verschiedene Tiefe, d. h. verschiedene Gewebe im Querschnitt der Rinde, erreicht und demgemäß ein verschiedenartiges Aussehen der Brandwunden hervorrufen kann. So ergreift z. B. häufig der Frost nur die jüngsten Rinden- und Splintschichten am eigentlichen Kambium; die älteren, äußeren Rindenlagen sterben dann nur aus Mangel an Ernährung ab. Da die vom Frost getötete Rinde sich kurze Zeit nach dem Auftauen dunkel verfärbt, so sehen wir im Frühjahr (besonders oft bei Birnen) zunächst an einzelnen Baumseiten oder Zweigen eingesunkene, scharf umgrenzte, oft nur sehr geringe Ausdehnung besitzende Stellen, die bald trocken werden und dem Holzkörper fest anhaften. Es sind dies die oben erwähnten „Frostplatten". Im Lanfe des Sommers entsteht an der Grenze zwischen dem aufgetrockneten und dem gesunden, durch das Dickungswachstum des Stammes sich hebenden Teil der Rinde eine Rißstelle, durch welche der abgestorbene Teil nun von der Umgebung isoliert wird.

Die Gärtner nennen diesen Zustand den „trockenen Brand" im Gegensatz zum „nassen Brand", bei dem sich wie beim Steinobst Gummifluß hinzugesellt[1]), und die abgesprungene Rinde vom Gummi festgehalten wird.[2])

Der Baum sucht die tote Stelle durch Bildung von Überwallungsrändern von den gesunden Rindenteilen aus zu decken. Dies kann nun je nach der Art des Brandschadens in zwei Formen geschehen. Wenn nämlich der Zweig zur Zeit des Frosteintritts schon älteres Holz besitzt, das auf der Brandseite wohl gebräunt, aber nicht gespalten wird, dann schieben sich oftmals die Überwallungsränder allmählich zwischen die tote Rinde und den Holzkörper und heben langsam die schorfartig trockene, braune Rindenmasse ab. Mit jedem folgenden Jahre rücken die Überwallungsränder von den Seiten her aufeinander mehr und mehr zu, bis sie sich endlich vereinigen, die geschwärzte Holzstelle decken und dabei die ehemals aufgelagerte Rinde nach außen drängen und abstoßen. Bei den Branderscheinungen findet sich als Regel, geradeso wie bei Krebs, mit der Zunahme der Parenchymmassen zwischen den normalen Teilen des Jahresringes auch eine Zunahme der Gummiherde bei den Amygdaleen und der Harzherde bei den Koniferen.

In Abb. 113, die einen brandigen, jungen Birnenstamm darstellt, sehen wir oben den alten, geschwärzten, bloßgelegten Holzkörper, welcher ursprünglich von der hier hell gezeichneten Rinde im frischen Zustande bedeckt war. Die Rinde ist an der ganzen Baumseite vom Froste getötet, aufgetrocknet und durch die nach dem Frost hervorgekommenen Überwallungsränder von den gesunden Baumteilen abgesprengt worden. Die buckelförmige Erhöhung an der Basis der Zeichnung zeigt die bei Brandstellen häufige Verbreiterung des abgeflachten Stammes durch vermehrte Holzbildung der unbeschädigten Umgebung.

An dünnen Zweigen besitzen die Frostplatten manchmal nur eine geringe Ausdehnung; dafür aber zeigt sich der Holzkörper unter der auftrocknenden Rinde radial gespalten. Der beim Nachlassen des Frostes sich schließende Spalt wird nun schnell überwallt, die getötete

[1]) Göppert, H. R., Über das Gefrieren, Erfrieren der Pflanzen usw. Stuttgart 1883, 36.
[2]) In der Praxis wird der nasse Brand auch als „Krebs" bezeichnet.

Rinde alsbald abgehoben, und die Überwallungsränder verschmelzen miteinander. Hierbei erfolgt die Vereinigung nach Art der Frostleisten; d. h. die Ränder springen leistenartig über die normale Jahresringebene vor, während sie bei den breiteren, nur langsam sich schließenden Wunden den Achsenzylinder an der erfrorenen Stelle abgeflacht erscheinen lassen. In beiden Fällen aber zeichnen sich die Überwallungsränder dadurch aus, daß sie unter dem hohen Druck der toten Rinde entstehen, daher an ihren äußersten Enden am schmalsten sind, sich also keilförmig zuspitzen. Diese keilförmige Verjüngung der sich über die tote Fläche ausbreitenden Überwallungsränder ist das charakteristische Merkmal des Brandes im Gegensatz zum Krebse, dessen Überwallungsränder nach der Wundstelle hin an Dicke zunehmen und sich wulstartig in den offenen Spalt, der den Krebsanfang bildet, hineinsenken. Daß die Gewebe der Überwallungsränder je nach den Druckverhältnissen, unter denen sie entstehen, verschieden sind, ist leicht zu ermessen.[1])

Abb. 113. Junger Birnenstamm mit verschiedenen Brandstellen. Orig. Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

In der Abb. 114 entspricht die dunkle Stelle *B* einer Frostplatte *p* in Abb. 114; *t* ist ein Rest der toten Rinde, deren gesunder Teil *R*, durch die weißglänzenden Hartbastbündel *hb* kenntlich, von dem toten Gewebe durch eine schräg verlaufende, sich an die normale Korkbekleidung *K* bei *B* anlegende Korkzone getrennt ist. Der nach dem Frost entstandene Jahresring ist mit *J* bezeichnet. Wenn man denselben nach der Wundstelle hin verfolgt, sieht man, wie er spitz auskeilt und unter der aufgetrockneten, toten Rindenstelle *t't* noch ganz fehlt. Erst der nächstjährige Ring würde sich dazwischen schieben. Der Bau dieses zugespitzten Überwallungsrandes

Abb. 114. Querschnitt durch einen Birnenstamm an einer durch Frost erzeugten Brandstelle. Orig. Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

ähnelt durch das nur sehr gering ausgebildete Parenchymholz und die bald auftretenden, dickwandigen Holzzellen nebst Gefäßen vielmehr dem normalen Holze als die lippenförmig sich aufwulstenden, holzparenchymatischen Überwallungsränder des Krebses.[2])

[1]) Vgl. darüber bei dem Abschnitt: Krebs und Wunden. [2]) S. „Offener Krebs".

Wir sehen in beistehender Abb. 114 über der Markbrücke (*m*) die normalen Jahresringe durch minder helle, hier grau erscheinende, sichelförmige Zonen *pz*, die fein keilförmig nach den Seiten hin ausstrahlen, unterbrochen. Diese Zonen bestehen aus dünnwandigerem, bisweilen gefäßlosem, verkürztem Parenchym, bisweilen sogar der Hauptsache nach aus stärkereichem Holzparenchym. Die hier geraden Radien der Markstrahlen erscheinen bei üppig wachsenden Sorten geknickt und die longitudinal gestreckten Holzzellen und Gefäße diagonal bis horizontal verschoben.

Es ist vorhin gesagt worden, daß die Frostplatten als engbegrenzte, in allen Richtungen geringe Ausdehnung zeigende Brandstellen anzusehen sind, die bis zu großen, ganze Baumseiten umfassenden Brandflächen alle Übergänge aufweisen.

Die Kälteschädigung kann aber auch tiefer in den Stamm greifen. An reichlich mit Frostspalten besetzten Zweigen einer Buche ließ sich als die in das gesunde Gewebe am weitesten hineingehende, letzte Ausstrahlung der Kältewirkung die Bräunung des Inhalts einzelner durch das Mark zerstreuter Zellen nachweisen; diese Zellen haben unzweifelhaft einen anderen Inhalt als die übrigen, farblos gebliebenen Markzellen und nähern sich betreffs des Zellinhalts wahrscheinlich denen der Markzone, die ebenfalls leicht gebräunt werden.

Die Bräunung teilt sich nicht, wie bei der Wundfäule, der Umgebung mit; denn die schon vorhandenen sowohl als die sich später noch bildenden Zellen in der Nähe der frostgebräunten Gewebe bleiben hellwandig und gesund. Die gebräunten Markzellen enthalten ebensogut Stärke wie die nichtangegriffenen, so daß die braune Färbung nicht von veränderter Stärke, sondern von einem anderen Stoffe herrühren muß. Nicht in allen Fällen leidet das Mark. Manchmal ist bei zwei- bis dreijährigen Zweigen der Holzkörper in der Weise gebräunt, daß die gelbe, gummiartig aussehende Ausfüllung der Gefäße bis zur Markkrone hin stattgefunden hat und auch die Markstrahlen bis nahe zum Zentrum gebräunt erscheinen, der Markkörper aber selbst ohne jede krankhafte Verfärbung ist. Solche Differenzen finden in demselben Zweige an verschiedenen Internodien statt. Indes ist es gewöhnlich so, daß die ersten Anfänge der Bräunung sich an einzelnen Zellen des Markes, namentlich auch der Markkrone, zeigen, daß zunächst nur der Inhalt und später erst die Wandung sich verfärbt, und daß diese Inhaltsfärbung auf einer Bräunung und Erstarrung der Zellflüssigkeit zu beruhen scheint. Die gummiartig festgewordene Masse kann beim Schneiden scharfkantig brechen. Ebenso meint Sorauer, die Ausfüllung der Gefäße zum Teil auf das Erstarren des flüssigen bereits vorhandenen Inhalts zurückführen zu müssen und dadurch mit Leichtigkeit die oft tropfenartige Formierung der Ausfüllungsmasse erklären zu können.

Der Bräunung im Markkörper folgt bei zunehmender Kältewirkung in der Regel die Verfärbung einzelner Markstrahlen und einzelner Bastparenchymgruppen in der Rinde. An den Rotbuchenzweigen ließ sich manchmal auch eine auf einzelne Gefäßbündel beschränkte Kältewirkung erkennen. Die Verfärbung hält sich dann innerhalb zweier Hauptmarkstrahlen, ergreift zunächst den Markkronenteil des Bündels und schließt oft plötzlich mit einer Jahresringgrenze ab.

Man sieht bisweilen eine Gefäßwand noch gar nicht oder einseitig gebräunt, wenn der Inhalt schon gänzlich verfärbt erscheint. Es wurde erwähnt, daß an der Ausfüllung der Gefäße und Holzzellen sich auch die sekundäre Membran beteiligen kann; diese quillt zunächst auf, und zwar zuweilen bis zur Ausfüllung des Lumens einer Holzzelle oder eines engen Gefäßes, welche dann noch farblos und gleichmäßig lichtbrechend erscheinen. Daneben findet man Zellen und Gefäße in tiefer Bräunung; ihre auskleidende Masse liegt oft tropfenförmig der Wand an oder ist ringartig und scharf von der Membran abgegrenzt. In anderen Fällen ist zwischen der Auskleidungsmasse und der Zellhaut keine Grenze und hierbei die Beteiligung der Membran zweifellos. Es kommt auch vor, daß nur eine innere Lage der Zellmembran sich bräunt und quillt und schließlich erstarrt. Diese gequollene Lage hat dann am Innenumfange der Zelle oder des Gefäßes nicht mehr Platz und faltet sich nach innen, so daß sich ein farbloser Hohlraum zwischen der nach innen ausgestülpten, braunen Membranlamelle und dem äußeren, unverändert gebliebenen Teile der Wandung zeigt.

Bei der meist einseitig vorhandenen Bräunung des Kambiums ist in geringeren Stadien auch nur der Inhalt gebräunt, und erst nachträglich verfärbt sich die Wandung. Das direkt an das Herbstholz angrenzende Frühlingsholz scheint am empfindlichsten zu sein. Im Rindenkörper erkennt man, daß die bogenförmig von Rindenstrahl zu Rindenstrahl sich spannenden, in der Streckung voraneilenden Parenchymzellen weniger leiden als das von ihnen begrenzte kleinzellige Innengewebe.

Die hier erwähnten Beobachtungen[1]) repräsentieren häufige Einzelfälle, aber nicht durchgängig anzutreffende Erscheinungen.

Wir haben bisher gesehen, daß einzelne Gewebepartien der Rinde, das gesamte Rindengewebe in geringerem oder größerem Umfange und als dritte Möglichkeit die Rinde zusammen mit Gewebeelementen des Holzkörpers unter der Kälte leiden können. Wenn es eine Tatsache ist, daß, wie wir oben ausführten, alle denkbar möglichen Kombinationen von gesunden und kältegeschädigten Geweben in der Natur realisiert werden, dann muß es auch Schädigungen geben, bei denen lediglich Gewebeteile des Holzkörpers, aber nicht das Rindengewebe gelitten haben. Solche Erscheinungen, die Sorauer[2]) „Verfärbungserscheinungen im Achsenkörper" nannte, sind schon sehr lange bekannt. Du Hamel und Buffon stellten im Jahre 1727 die Wirkung des furchtbaren Winters von 1709 im Innern von Obstbäumen fest.[3]) Nördlinger (1860 und 1863) benutzte Kälteschäden, die im Holzkörper von Waldbäumen zustande gekommen und mit dem späteren Dickenwachstum in das Innere des Stammes verdrängt worden waren, um die Zeiten des Entstehens von Kälteschäden festzustellen.[4]) Auch Göppert[5]) beschrieb an Hand eigener Beobachtungen diese Erscheinungen.

Solche Kälteschäden sind später als Verfärbungen im Holzteil des Querschnittes eines Achsenkörpers festzustellen, wie wir sie oben in Verbindung mit dem Rindenbrand schon beschrieben haben. Die Bräunung tritt teils in ringförmigen Zonen, teils in flächenartiger Ausbreitung auf. Sie ist ein Zeichen der Humifikation, die sich allmählich bei dem Auftrocknen des Zellinhaltes an die Wandungen einstellt. Bei den braunen Zellwänden bemerkt man nicht selten Quellungserscheinungen.

Wenn einzelne Stammteile erfroren sind, sieht man bisweilen von denjenigen Teilen, welche im ganzen Querdurchmesser gebräunt sind, braune Streifen im Holzkörper bis zu verschiedener Tiefe sich stammabwärts ziehen, und diese Streifen haben manchmal eine symmetrische Anordnung, so daß ein Querschnitt durch den halb gesunden Stammteil eine regelmäßige, gebräunte Figur aufweist.[6]) Am bekanntesten ist das „Landwehrkreuz" bei *Acer*; bei *Cytisus* und *Fraxinus* kommen ähnliche Bilder vor. *Cytisus* und andere Papilionaten zeigen zuweilen sehr ansprechende Buntfärbung derartiger Querscheiben, welche wohl eine technische Verwendung verdienen. Die Buntfärbung ist durch den verschiedenen Grad der Bräunung in den Zonen des Kernholzes und des Splintes

[1]) Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.
[2]) Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.
[3]) Zit. nach Göppert, H. R., Über das Gefrieren, Erfrieren der Pflanzen usw. Stuttgart 1883, 39.
[4]) Zit. nach Göppert, s.[3]). 1883, 39.
[5]) Göppert, s.[3]). 1883, 36—41.
[6]) Göppert, H. R., Über Zeichen und Inschriften in Bäumen. Breslau 1869.

bedingt (Abb. 115 bis 116). Derartig in der Querschnittfläche regelmäßige Verfärbungen sind seltene Vorkommnisse. Meist sind sie unregelmäßig (Abb. 117 u. 118). Mitunter sind nur das Mark und einige der ältesten Jahresringe verfärbt (Abb. 119).

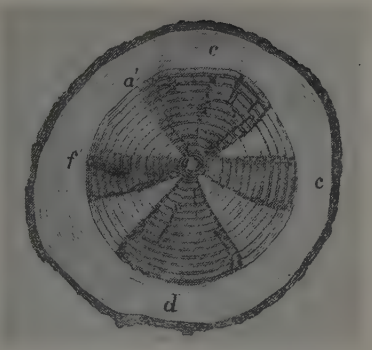


Abb. 115. Landwehrkreuz in einem Bergahornstamm. Nach Göppert, s. S. 560. 1883.

Eine relativ häufige Erscheinung bei jüngeren Achsenteilen besteht darin, daß ein innerer Teil des Holzkörpers verfärbt ist und von diesem ausgehend, die Richtung der Markausbuchtungen verfolgend, eine Brücke verfärbten Gewebes zu einer Stelle der Rinde führt, wo die ein Auge umgebende Rindenpartie ebenfalls von der Kälte beschädigt ist (Abb. 120 u. 121). Wie mancher andere Kälteschaden wurde auch dieser in der älteren Literatur als Frostkrebs bezeichnet.

Ein Einblick in die Verschiedenartigkeit der Frostbräunung bietet der in Abb. 122 wiedergegebene Querschnitt eines durch künstlichen Frost beschädigten Birnenzweiges.[1]) Hier bedeutet *m* den Markkörper, *mk* die Markkrone, *mb* die als Markbrücke bezeichnete Ausbuchtung der Markscheibe, welche nach dem kurz oberhalb des Schnittes liegenden, also hier noch nicht sichtbaren Auge führt. An der Stelle, wo das Auge (die Knospe) sitzt, ist jeder Zweig mehr oder weniger verdickt und baucht sich aus zum „Augenkissen". In diesem verlaufen die Gefäßbündel *g'* und *g''*, welche in den Blattstiel abgehen, in dessen Achsel das Auge sich befindet. Die Gewebekappe, welche über dem zentralen Blattspurstrange dem Rindenkörper des Zweiges in der Zeichnung aufgesetzt erscheint, stellt das Vernarbungsgewebe dar, das sich nach dem Abfallen des Blattes im Vorjahre gebildet hat. Die einzelnen Gefäße in den Blattspursträngen und im Holzringe sind mit *g'*, *g''* und *g* bezeichnet. Der Holzring *h* mit den Markstrahlen *ms* zeigt mannigfache, vorherrschend radiale Zerklüftungen, während die Gewebelücken *l* im Rindengewebe meist tangential verlaufen. Bemerkenswert ist die durch einen klaffenden Längsspalt gesprengte Markbrücke, die durch die Stärke der Verwundung erkennen läßt, daß sie die frostempfindlichste Stelle des Zweiges darstellt.

Abb. 116. Verfärbung im Stamme eines Birnbäumchens. Nach Göppert, s. S. 560. 1883.

Bei vielen Laubhölzern gibt es noch eine zweite Region großer Frostempfindlichkeit, nämlich die Hartbaststellen und deren äußere parenchymatische Umkleidung. Bei Sorauers künstlichen Erfrierungsversuchen zeichneten sich dadurch namentlich Kirsche, Pflaume, Rotbuche und Apfel aus, während

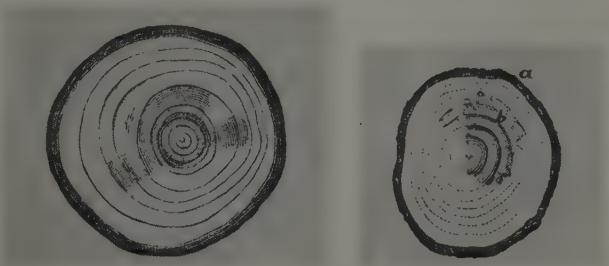


Abb. 117 u. 118. Verfärbungen in den Stämmen von Birnbäumchen. Nach Göppert, s. S. 560. 1883.

[1]) Sorauer, in früheren Auflagen dieses Werkes.

Abb. 119. Querschnitt eines Stammes von Sorbus intermedia, in welchem nur das Mark und die angrenzenden Jahresringe durch Kälte geschädigt sind. Nach Göppert, s. S. 560. 1883.

die Birne größere Widerstandskraft aufwies. Auch in der Abb. 122 zeigten sich die Bastbündel *b* nicht angegriffen, ebensowenig wie das Kollenchym *cl*. Die Kambiumzone *c* zeigt den Baumzüchtern bei dem Frühjahrsschnitt der Obstbäume durch ihre Braunfärbung an, daß die Zweige durch den Frost beschädigt worden sind, während die zwischen beiden Regionen liegende plasmareiche Meristemlage farblos und unversehrt erscheint.

15. Frostschäden an der Sonnenseite der Baumrinden

Die meisten Winterschäden an Bäumen zeigen sich auf der Süd- und Südostseite. Man erklärt sich diese Erscheinung als eine Sonnenwirkung. Inwieweit diese Anschauung begründet ist, ergibt sich aus Beobachtungen von Müller-Thurgau[1]) und Mix.[2]) Ersterer fand bis weilen schon an sonnigen Wintertagen die Südseite der Bäume um 10° wärmer als die Nordseite. Daraus ersieht man, daß im Februar die Lebenstätigkeit des Gewebes der Südseite bereits weit energischer geweckt sein wird als das der Nordseite. Der Wassergehalt der Rinde betrug z. B. bei einem in 80 cm Stammhöhe entnommenen Streifen einer Hauszwetsche 53,8 % auf der Südseite und 48,5 % auf der Nordseite.

Somit ergibt sich, daß durch die Sonnenwärme die Baumrinde zu Ende des Winters (zu Anfang nicht) auf der Südseite wasserreicher ist als auf der Nordseite. Daß aber mit der Vermehrung des Rindenwassers eine Schwellung des Gewebes verbunden ist, ist durch G. Kraus[3]) experimentell erwiesen, der auch fand, daß abgeschnittene Äste schon durch Temperaturerhöhung zu schwellen beginnen. Letzteres ist nur durch einen Übertritt von Wasser aus dem Holze in die Rinde erklärlich. Während das Wasser im Holz in den Zellwandungen gespeichert wird, bringt es bei der Rinde in paremchymatischen

Abb. 120. „Frostkrebsstelle" an einem Rotbuchenzweig. Nach Hartig, R., Lehrbuch der Pflanzenkrankheiten, Berlin 1900.

Abb. 121. „Frostkrebs" an einem Ahornast. Nach Hartig, s. Abb. 120. 1900.

[1]) Müller-Thurgau, H., Das Erfrieren der Obstbäume. Deutsch. allgem. Z. f. Landwirtsch., Gartenbau u. Forstwesen 1882, vom 30. Juli; ders., Zum Schutz der Winterbäume. Schweizer Zeitschr. f. Obst- u. Weinbau **27**, 1919, 17—20.

[2]) Mix, A. J., Sun Scald of Fruit-Trees a Type of Winter Injury. Cornell Univ. Agric. Exp. Stat. Bull. 382. Ithaca. Okt. 1916 mit 2 Tafeln.

[3]) Kraus, G., Über die Wasserverteilung in der Pflanze. III. Die tägliche Schwellungsperiode. Abh. d. naturf. Ges. z. Halle, 15; vgl. Bot. Jahresber. 1881, 1, 8.

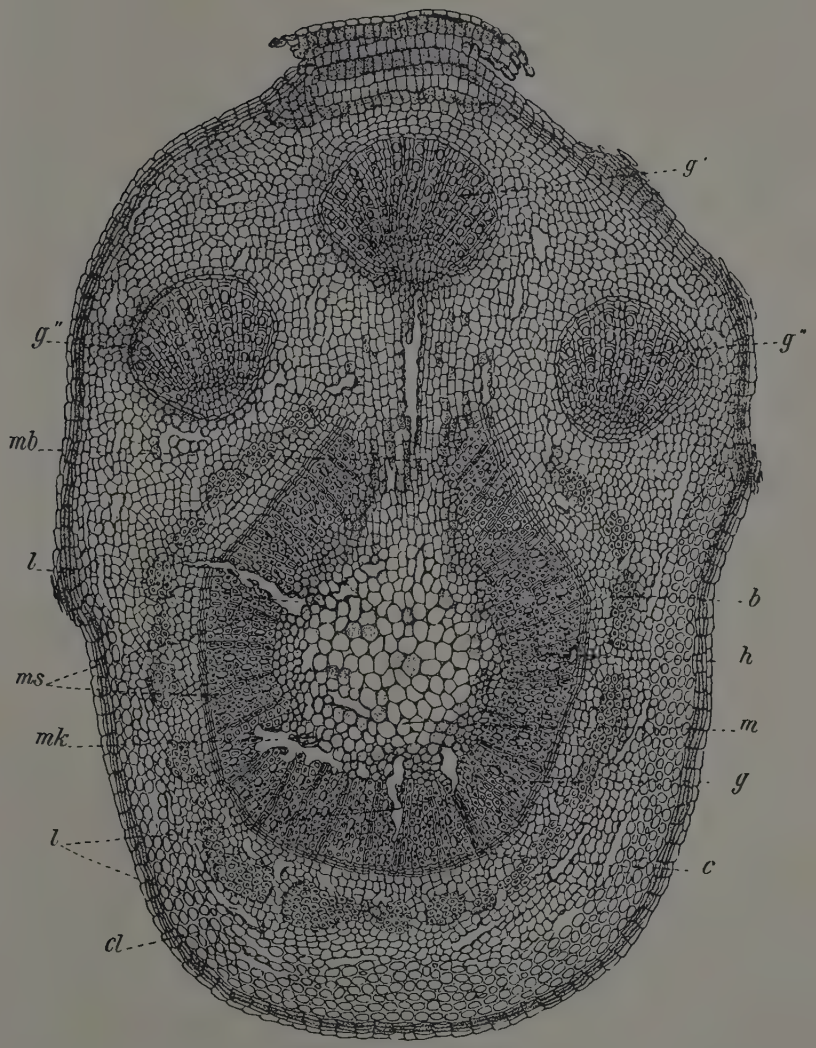


Abb. 122.
Durch künstlichen Frost hervorgerufene Bräunung und Zerklüftung der Gewebe eines Birnenzweiges.
Orig. Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

Geweben plastisches Material zur Lösung und wird daher in das Zellinnere aufgenommen; es vermehrt somit die Turgeszenz des Gewebes und macht den Zellinhalt frostempfindlicher.[1])

Auf ähnlichen Ursachen beruht die Erscheinung, daß die Basis der Bäume über der Schneedecke bisweilen erfriert, während die höheren Stammteile gesund bleiben. Die Bodenoberfläche wird erstens schneller warm und in der Nacht durch Strahlung intensiver kalt; die dem Boden unmittelbar anliegenden Luftschichten und die von ihnen umspülten Pflanzenteile sind demgemäß viel größeren Temperaturschwankungen ausgesetzt. Es kommt als besonders wichtig hinzu, daß an sonnigen Spätwintertagen der Reflex der bereits wärmenden Sonnenstrahlen von der Schneeoberfläche oder anderen stark reflektierenden Flächen die (oft mit der Hand fühlbare) einseitige Erwärmung des Rindenkörpers stark erhöht; eine folgende klare Frostnacht bringt die Schädigung.

Über den Einfluß der Sonne auf die Frostempfindlichkeit mögen einige Beobachtungen von Nördlinger aus dem Winter 1879/80 als Beispiele dienen.[2])

In der Umgegend Stuttgarts ging infolge des kalten Winters am Nordhange nicht eine einzige von den vielen Wellingtonien zugrunde, während die Kälte den südlichen und mehr noch den südwestlichen Träufen der Gärten geschadet hatte. Bei Frühlingsfrösten fand Nördlinger vorzugsweise die Ost- und die Südostseiten beschädigt; die Sonne geht im April schon so weit im Osten auf, daß ihre früh erweckende und dadurch schädigende Wirkung sich auch geltend macht. Im Dezember und Januar dagegen erhebt sie sich so weit im Süden, daß die Morgenseiten der Gewächse noch nicht wesentlich erwärmt werden können, sondern erst die Mittagsseiten, die Nördlinger an den unempfindlichen Holzarten wie Kiefer, Weymouthskiefer und Fichte beschädigt fand. So zeigten sich nicht selten an aufrechten Sprossen dieser Bäume, dem Mittagsstande der Sonne entsprechend, in einem schmalen, senkrechten Streifen die Nadeln getötet und rot geworden. An *Taxus, Cupressus, Lawsoniana, Thuja, Juniperus* war nur die Nachmittagsseite rot oder weiß geworden; viele Obstbäume zeigten gerade auf dieser Seite einen Verlust der Äste.

Nun kommen aber auch West- und Südwestbeschädigungen an Bäumen vor; diese führt Nördlinger auf Sonnenbrand im Hochsommer, wo das Wärmemaximum am meisten nach Westen kommt, zurück und nennt die oben geschilderten Winterbeschädigungen „Wintersonnenbrand".[3])

16. Abfrieren der Zweigspitzen

Fast so regelmäßig wie der Blattabfall zeigt sich bei einzelnen unserer Holzgewächse ein Abfrieren der Zweigspitzen. Genauere Studien über diesen Punkt verdanken wir bereits v. Mohl[4]), der darauf hinwies, in wie verschiedenen Stadien sich unsere Holzgewächse bei Eintritt des Winters befinden.

Bei manchen dauert das Wachstum der Zweige ungestört fort, solange die Bedingungen für die Weiterentwicklung überhaupt günstig sind, es erleidet nur durch die Frostperiode einen Stillstand und fährt sogleich wieder fort an der Stelle, wo es im Herbst aufgehört hat, sobald die Temperatur es gestattet. Dies ist bei dem Efeu *(Hedera helix)* und beim Sadebaum *(Juniperus Sabina)* der Fall. Bei vielen Bäumen schließt die Entwicklungsperiode eines Zweiges gegen Ende des Sommers von selbst dadurch, daß sich eine Endknospe bildet, welche im nächsten Frühjahre die unmittelbare Fortsetzung des Zweiges übernimmt, wie bei den Obstbäumen, bei Eichen, Eschen, Fichten und Tannen. Sehr häufig tritt der Fall ein,

---

[1]) Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

[2]) Baumphysiologische Bedeutung des kalten Winters 1879/80. Illustr. Gartenztg. 1881.

[3]) Vgl. Sonnenrisse. S. 592 dieses Handbuches und Sonnenbrand bei Hartig, R., Lehrbuch der Baumkrankheiten. I. Aufl. S. 188 und Nördlinger, Lehrbuch des Forstschutzes 1884, 332.

[4]) Mohl, H. v., Über das Erfrieren der Zweigspitzen mancher Holzgewächse. Bot. Zeitg. Bd. 16, 1848. 6.

daß ein zweiter Trieb im Jahre, der Johannistrieb, hervorgelockt wird; derselbe gibt nun nicht selten unreifes Holz, welches im Winter leicht erfriert, während das Holz des Frühjahrstriebes stets vollkommen ausreift. Eine dritte große Gruppe läßt im Laufe des Sommers bei einer ganz normalen Entwicklung die mitten in ihrer Entfaltung begriffene Spitze des Zweiges auf einmal abfallen. Die Fortsetzung des Zweiges übernimmt dann im nächsten Jahre die oberste Seitenknospe wie dies *Gymnocladus Canadensis* und *Aliantus glandulosa* zeigen. Weitere Beispiele bieten die Linde, Ulme, Platane, Haselnuß, bei denen die morphologische Spitze mehr oder weniger deutlich verkümmert. Nun wies bereits v. Mohl nach, daß die Bäume, deren Zweigspitzen fast regelmäßig bei uns erfrieren, zu der letzten Gruppe gehören, deren Vertreter z. B. in Rom im Oktober bereits ebenfalls ihre Zweigspitzen so regelmäßig abgeworfen und ihre Vegetationsperiode damit faktisch beendet haben wie bei uns die Linde.

Bei den Bäumen wärmerer Klimate erfolgt bei uns ein solcher normaler Vegetationsabschluß in der Mehrzahl der Fälle nicht, und dies zeigt, daß unsere Sommer für sie zu kurz und zu kalt sind, um sie ihre vollständige Entwicklung beenden zu lassen. Der Frost trifft deshalb immer unreife Triebe.

Das Absterben der Zweigspitzen nach der Winterkälte pflegt man bei unseren Obstbäumen als „Spitzenbrand" zu bezeichnen; denselben Ausdruck brauchen die Forstleute für das Absterben der Spitzen junger Waldbäume in Frostlagen, besonders der Eichen, Buchen, Erlen, Weiden usw. an denen sekundär saprophytische oder parasitische Pilze auftreten. Die „Spitzendürre" der Obstbäume ist vielfach eine direkte Folge des Schorfabfalles, kann aber auch ein durch den Pilz indirekt bewirkter Schaden, ein winterlicher Kälteschaden sein, weil durch den Parasitenbefall die Kälteresistenz der Zweigspitzen herabgesetzt wird.[1])

Vermutlich hängt das damit zusammen, daß die Zweigspitzen nicht ausgereift sind und durch den Parasitenbefall ein geringerer Assimilatvorrat vorhanden ist, der in der Form von Zucker einen Kälteschutz bedeuten würde.

Der Verfasser beobachtete, daß bei Obstbäumen diejenigen Äste und Zweige, die mit ihrer Belaubung nach dem Sommerwuchs der weiter ausladenden Äste in den Innenschatten des Baumes verdrängt werden, besonders kälteempfindlich sind.

Bei Weinstöcken verdient der Fall, daß die Stöcke bis auf das alte Holz herabfrieren, besondere Erwähnung. Es entwickeln sich dann aus der Stammbasis ungemein üppige Reben, von denen man früher meist annahm, daß sie im folgenden Jahre unfruchtbar wären und erst im zweiten Jahre Fruchtholz trügen. Dieser Ansicht gegenüber haben die Untersuchungen von Müller-Thurgau[2]) ergeben, daß solches Holz doch schon im Herbst (August) seines Entstehungsjahres Fruchtaugen anlegen kann, und daß demgemäß die Behandlung des Stockes einzurichten ist.

Bei Rosen und anderen Pflanzen warmer Klimate, zum Teil auch bei den obengenannten, besonders aber bei weichholzigen und weitmarkigen Gehölzen bemerkt man oft die Erscheinung, daß während des Winters bei strenger Kälte Teile des Stamm- oder Zweigumfanges erfrieren und sich schwärzen. Trotzdem treiben diese über der Froststelle zunächst im Frühjahr aus, trocknen dann aber nach kürzerer oder längerer Zeit, sehr häufig bei Beginn der Sommerhitze, also der starken Verdunstung ein, und der ganze Zweig oder Ast stirbt ab. Es

---

[1]) Braun, K., Die Fusikladium- oder Schorfkrankheit. Flugbl. der B. R. A. f. L. u. F. Nr. 1. 11. Aufl. 1931.

[2]) Müller-Thurgau, Über die Fruchtbarkeit der aus den älteren Teilen der Weinstöcke hervorstehenden Triebe der sog. Nebentriebe. Der Weinbau 1882, Nr. 28.

zeigt sich, daß die von Frost getötete Stelle mit Beginn der Saftbewegung sich vergrößert und verbreitert hat, bis schließlich der größte Teil oder der ganze Stengelumfang abgestorben ist. (S. auch: Brand, Frostkrebs, Kirschbaumsterben.)

17. Das Kirschbaumsterben

Die Bezeichnung „Kirschbaumsterben" wurde für einen speziellen Fall eines seuchenähnlichen Erkrankens und Sterbens von Süßkirschen am Rhein geprägt, das seit dem Ende des vorigen Jahrhunderts viel besprochen und mit ähnlichen Erscheinungen verglichen wurde. Der Krankheitsvorgang[1]) äußert sich in der Weise, daß an irgendeinem Zeitpunkt der Vegetationsentwicklung plötzlich die ganzen Kronen, einzelne Äste oder Zweige der Bäume absterben, dem ein schnelles Vergilben des Laubes der betreffenden Teile vorausgeht.

Bei Untersuchungen des rheinischen Kirschbaumsterbens wurde Gummosis festgestellt; selbst in den jüngsten Trieben waren bereits Gummilücken zu finden. Im Holz und Rindenkörper fanden sich vielfach Bräunungserscheinungen, und zwar waren dieselben selbst bei anscheinend noch gesunden Trieben, Blättern und Fruchtstielen nachweisbar. Im älteren Holze sah man mehrfach Gewebezerklüftungen, deren Form mit den durch künstliche Fröste hervorgerufenen übereinstimmten. Nach Angaben von Göthe[2]) sollen während der Blütezeit Frostnächte mit abnormen Kältegraden gewesen sein und das Frühjahr soll sich durch außerordentliche Schwankungen zwischen Kälte und hohen Wärmegraden ausgezeichnet haben. Solche Witterungskontraste hält Sorauer[3]) für die Ursache äußerst zahlreicher Fälle von Nachwirkungskrankheiten, die bei den Steinobstgehölzen fast stets mit starker Gummosis verbunden sind und von der Ansiedlung von Wund- oder Schwächeparasiten begleitet werden. Für den speziellen Fall am Rhein hat man anfangs einen derartigen Pilz, *Valsa leucostoma*, verantwortlich gemacht.[4]) Bald darauf wies aber schon Wehmer[5]) darauf hin, daß dieser Pilz, der von Frank zunächst als *Cyptospora rubescens* beschrieben worden war, nicht imstande sei, die Krankheit hervorzurufen, sondern nur ebenso wie das gleichzeitige Auftreten von Bakterien als sekundäre Folge betrachtet werden könne. Den experimentellen Beweis dafür, daß die *Valsa* nicht imstande ist, sofort in ein gesundes Gewebe einzudringen, führte zunächst Aderhold[6]); er fand bei seinen künstlichen Gefrierversuchen, daß eine Mitwirkung von Spätfrösten für das Wuchern des Pilzes notwendig ist.

Betreffs des genannten Pilzes war Aderhold[7]) der Ansicht, daß, wenn der Pilz auch zunächst die durch Frost oder andere Ursachen hervorgerufene Verwundung nötig habe, um sich anzusiedeln, er sich später aber so kräftigen könne, daß er sich parasitär weiter ausbreite. Diese Anschauung deckte sich mit der von Vuillemin[8]) betreffs der 1887 in Lothringen beobachteten Kirschenkrankheit, die Ähnlichkeit mit der rheinischen zeigt. Als Ursache wird *Coryneum Beijerinckii* bezeichnet, zu der *Ascospora Beijerinckii* als Schlauchform heran-

---

[1]) Sorauer, P., Das Kirschbaumsterben am Rhein. Deutsche Landwirtsch. Presse 1900, 201; Gräbner, P., Einige wenig beobachtete nichtparasitäre Pflanzenkrankheiten. Gartenflora Bd. 57, 1908, H. 16.

[2]) Göthe, R., Das Absterben der Kirschbäume in den Kreisen St. Goar, St. Goarshausen und Unterlahn. Deutsche Landw. Presse 1899, 1111.

[3]) Sorauer, in früheren Auflagen des Handbuches.

[4]) Frank, A. B., Deutsche Landw. Presse 1899, Nr. 83, S. 949.

[5]) Wehmer, Zum Kirschbaumsterben am Rhein. Deutsche Landw. Presse 1899, Nr. 96.

[6]) Aderhold, R., Über das Kirschbaumsterben am Rhein, seine Ursachen und seine Bekämpfung. Arb. d. Biol. Abteilg. für Land- u. Forstw. am Kaiserl. Gesundheitsamte. Berlin 1903. Bd. 3, H. 4.

[7]) Aderhold, s. [6]). 1903.

[8]) Vuillemin, P., Titres et travaux scientifiques. Paris 1890.

gezogen wird. Als Ansicht der genannten Forscher würde sich also ergeben, daß klimatische Ursachen den Krankheitsboden geschaffen haben, aber der Pilz immerhin die Krankheit erzeugte.

Zu einem Einblick in das richtige Verhältnis dieses Pilzes zur Krankheit gelangen wir aber erst durch die Impfversuche, welche Lüstner[1]) ausgeführt hat. Er nahm unter anderem zwei Kirschbäume von verschiedenen Sorten und knickte ihnen die Krone ab. Das abgeknickte Ende und das stehengebliebene Stammstück werden mit den Konidien des Pilzes geimpft und außerdem nachher noch mit konidienhaltigem Wasser bestrichen. Da die Krone nach der Knickung nicht absterben wollte, wurde sie später abgeschnitten und an ihren Stamm angebunden. Bis Ende Oktober hatte sich der Pilz über das abgeknickte und abgestorbene Gipfelende ausgebreitet, während der übrige Teil des Stammes, obgleich in derselben Weise geimpft, vollständig gesund blieb und wieder austrieb. Die Impfwunde war dort normal ausgeheilt.

Ähnliche Ergebnisse zitierte Lüstner[2]) von Beijerinck und Rant[3]), die mit einer *Cytospora* auf Pfirsichen und Kirschen Gummifluß nicht hervorrufen konnten und nichts über das Eingehen der geimpften Äste berichteten.

Gestützt auf diese Versuche und eigene Beobachtungen betrachtete Sorauer[4]) nicht nur die vorliegende Erkrankung, sondern auch die anderen durch *Valsa*-Arten bzw. deren Pyknidenformen hervorgerufenen Erkrankungen als Vorkommnisse unter Mitwirkung von Schwächeparasiten, bei denen nur das Krankheitsbild durch den Pilz bestimmt wird. Die Pilze kommen erst zur Ansiedlung, wenn der Ast infolge von Ernährungsstörungen durch Witterungs- und Bodeneinflüsse u. dgl. erkrankt oder mindestens geschwächt ist. Die zur Ansiedlung derartiger Schwächeparasiten notwendig vorher vorhandene Ernährungsstörung braucht durchaus nicht immer durch Frost verursacht zu werden. Es können ebenso ungeeigneter Standort, Wasserüberschuß, Trockenheit u. dgl. den ersten Anstoß geben. Letztgenannten Faktor betrachtet nun Lüstner[5]) als Schwächungsursache für die Kirschbäume am Rhein, während Sorauer[6]) meint, daß in der Mehrzahl der Fälle Frostbeschädigungen, und zwar solche, die im Frühjahr zustande kommen, die erste Veranlassung darstellen.

In derselben Weise wie das Kirschbaumsterben sind andere Fälle der Trocknis anderer Bäume zu beurteilen, bei denen ebenfalls *Valsa*-Arten auftreten können.

Wenn in den älteren Auflagen dieses Handbuches von Sorauer und auch von Graebner die Bezeichnung „Kirschbaumsterben" über den speziellen Fall des „rheinischen Kirschbaumsterbens" hinaus in einem größeren Rahmen gestellt wurde, so geschah dieses mit Recht. Sie waren wegen der Ubiquität der Zytosporeen und ähnlicher Pilzgruppen, die das Krankheitsbild beherrschten, zum Zweifel an der Behauptung einer Pilzkrankheit berechtigt. Heute sind wir geneigt, das seuchenähnliche Massensterben, wie es das „Kirschbaumsterben" war, als eine komplexe Erscheinung anzusehen; d. h. als Anhäufung von verschiedenen Krankheitsvorgängen, die verschiedene Ursachen haben. Einzelne dieser Krankheiten oder Schädigungen treten sporadisch auf, wo extrem ungünstige Bodenverhältnisse sind oder wo die Bäume ungünstigen Witterungsverhältnissen besonders ausgesetzt sind. Treten die Krankheiten in der Folge geeigneter Witterungskonstellationen gehäuft auf, dann wird wegen der Ähnlichkeit

[1]) Lüstner, G., Beobachtungen über das rheinische Kirschbaumsterben. Ber. d. Königl. Lehranst. f. Wein-, Obst- und Gartenbau zu Geisenheim am Rhein für das Jahr 1905. Berlin 1906, 122.

[2]) Lüstner, s. [1]). 1906.

[3]) Zentralbl. f. Bakteriol. und Parasitenk. II. Abt., Bd. 15, S. 374.

[4]) Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

[5]) Lüstner, s. [1]). 1906.

[6]) Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

der Erscheinungsbilder eine „Seuche" vorgetäuscht. Damit ist nicht gesagt, daß eine bestimmte kurzfristige örtliche Witterungsfolge ein Kirschbaumsterben auslösen kann. Vielmehr sind wir heute durch Erfahrungen zu der Vorstellung genötigt, daß periodisch wiederkehrende klimatische Konstellationen große Gebiete des Obstbaues dadurch gefährden, daß unter ihnen Krankheitserscheinungen sich häufen, und daß die Bezeichnung „Kirschbaumsterben" lediglich deshalb geprägt worden ist, weil der Kirschbaum wegen seiner eigenartigen Empfindlichkeit besonders leidet und darum im Gesamtbilde das Sterben der Kirschbäume vorherrscht.

Einen Einblick in das Zustandekommen eines „Kirschbaumsterbens", bei dem sich extreme klimatische Bedingungen über mehrere Jahre erstreckten, haben die Arbeiten der Zweigstelle Stade der Biologischen Reichsanstalt ergeben, in denen das massenweise Baumsterben im „Alten Lande" in den Jahren vor 1930 untersucht wurde.[1])

Das „Alte Land" ist ein fast geschlossenes Obstbaugebiet in den Niederelbischen Marschen. Mündliche Überlieferungen in diesem Gebiete sprechen von früherem Baumsterben. Geschichtlich ist aber nur ein Fall sicher gelegt. Diesen zitiert Wartenberg[2]) 1930: „Bemerkenswert ist eine Abhandlung in der Festschrift zum 50 jährigen Jubiläum des landwirtschaftlichen Hauptvereins Bremervörde, in welcher von einem Kirschbaumsterben berichtet wurde, das in den Jahren vor 1880 im „Alten Lande" wütete und 1880 einen plötzlichen Abschluß fand. Die Ähnlichkeit der dort angeführten Erscheinungen mit denen, welche in den letzten Jahren im Obstbaugebiet der Niederelbe zu finden waren, läßt vermuten, daß auch ähnliche Ursachen den Schaden hervorgerufen haben, insbesondere auch deshalb, weil während einer Reihe von Jahren ähnliche klimatische Bedingungen vorlagen. Wie damals im Winter 1879/80 so wurde auch diesmal der entsetzlich kalte Winter 1928/29 ein Wendepunkt in der Krankheitsgeschichte des Baumsterbens."

Ob wirklich mit einer Periodizität bestimmter Witterungskonstellationen zu rechnen ist, soll hier nicht erörtert werden. Jedenfalls brachten nachweisbar zwei jeweils über mehrere Jahre sich erstreckende Witterungsfolgen von ähnlichem Charakter die komplexe Erscheinung des „Kirschbaumsterbens" zustande, die Wartenberg[3]) in drei Phasen untergeteilt beschrieb. 1. Die Zeit vor dem harten Winter. 2. Die direkten Folgen der abnormen Winterkälte. 3. Die Nachfolgeerscheinungen.

Für die erste Phase ist das Baumsterben auf Bodenveränderung zurückzuführen, die während außergewöhnlicher Regenzeiten des Sommers eintraten.[4]) In der zweiten Phase, in der Folge des harten Winter 1928/29, nahm das Baumsterben einen angsterregenden Umfang an. Dem aufmerksamen Beobachter konnte es aber nicht entgehen, daß hauptsächlich die Bäume eingingen, welche schon in den vorhergehenden Jahren gelitten hatten. Ein großer Teil der neu hinzukommenden Fälle waren alte Bäume, die im Verhältnis zur Holzmasse nur eine geringe Anzahl Blätter bildeten, wie es gewöhnlich in dicht gepflanzten Beständen zu sehen ist. Ferner waren es Bäume, welche wie die meisten Maikirschen eine wuchernde Pfropfstelle hatten, und schließlich noch eine erhebliche Anzahl von Bäumen, bei denen keine Ursache eines besonderen Schwächezustandes festzustellen war. Wieder waren

---

[1]) Siehe Appel, Rothe, Wartenberg u. Speyer, Arbeiten aus der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft Berlin-Dahlem. Bd. 17, H. 5, 1929.

[2]) Wartenberg, H., Über das Obstbaumsterben in den Niederelbischen Marschen. Die Landwirtschaft. Nr. 34. Beilage zum Stader Tagebl. vom 22. 8. 1930.

[3]) Wartenberg, s. [2]). 1930.

[4]) S. Krankheiten als Folge von Bodenveränderungen. Bd. 1.

es die Kirschbäume, die durch ihre große Anzahl dem Gesamtschadensbild die Prägung des „Kirschbaumsterbens" gaben.

Der vergrößerte Umfang der „Seuche" im Sommer 1929 war, obwohl das eigentliche Baumsterben während der ganzen Vegetationsperiode beobachtet werden konnte, mit allen seinen Erscheinungen als eine Folge der vergangenen abnormen Winterkälte zu erklären. Eine Anzahl Bäume waren von der Winterkälte so stark getroffen, daß sie sich zur Zeit des Austreibens als getötet erwiesen. Ein anderer Teil trieb aus und starb in voller Blüte. Wieder andere brachten ihre Blüte normal zum Abschluß und gingen dann plötzlich ein. Einige Bäume trugen noch Früchte und manche sogar noch eine Ernte. Schließlich sah man noch im Herbste Bäume frühzeitig vergilben, die dann im nächsten Frühjahr nach dem Öffnen der Knospen abstarben.

In der dritten Phase, die auch als das Abklingen gedeutet werden kann, sah man, daß einzelne Äste oder Zweige mit ähnlichen Erscheinungen abstarben, die man in den Jahren zuvor an ganzen Bäumen beobachten konnte.

Wenn man das „Kirschbaumsterben" der Jahre um 1928 in seiner Gesamtheit betrachtet, dann gewinnt man zunächst den Eindruck, es sei eine Seuche. In den regenreichen Jahren wurde aus einzelnen Gebieten und aus diesen wieder von einzelnen Bezirken oder von engbegrenzten Bezirken ausgehenden Landstrichen das massenweise Absterben gemeldet; und nach dem strengen Winter 1928—29 schien es, als hätte die Seuche sich stark ausgebreitet. Das wesentliche Moment, das dazu beitrug, die Angst vor einer Seuche zu wecken, war das Bild des sterbenden Baumes selbst, das mit geringen Abweichungen immer dasselbe war, wie es schon vom „Rheinischen Kirschbaumsterben" gemeldet worden war.

Mit Ausnahme der während des Winters vollständig erfrorenen Bäume waren es immer die unteren Organe, die direkten Schaden erlitten hatten. Sei es das Absterben der Wurzeln im Boden während des Sommers (s. Bodenveränderungen usw. Bd. 1), sei es der winterliche Kälteschaden, durch den der Wurzelhals oder der Stamm bis zu den Ästen hinauf aber nicht die Knospen erfroren waren, oder sei es bei den Nachfolgeerscheinungen ein Ast oder der untere Teil eines Zweiges, die dem Brand ähnliche Schäden zeigten, immer waren es, wie schon gesagt, untere Organe eines Baumes oder Baumteiles, die getötet waren oder im Laufe der Zeit abstarben.

Hieraus ist zu sehen, daß trotz verschiedener Ursachen in dem „Kirschbaumsterben" ein gewisses System herrschte, das in der Organisation des Baumes begründet war. Immer lebte auf einem abgestorbenen Unterteil ein wachstumsfähiger Sproß, der solange vegetierte, als ihm die Umstände zuließen.

Um auf die Fragen nach der eingangs erwähnten parasitären Ursache des „Kirschbaumsterbens" zurückzukommen, soll bemerkt werden, daß, wie Sorauer[1]) es annahm, die *Valsa*-Arten, die man manchmal an abgestorbenen Bäumen finden konnte, die aber nicht immer vorhanden zu sein brauchten, schlimmstenfalls als Schwächeparasiten wahrscheinlich aber nur als Totengräber anzusehen sind. Als eine weitere auffallende Begleiterscheinung sei die außerordentlich starke Vermehrung der Borkenkäfer vermerkt. Aber auch diese waren nicht an jedem abgestorbenen Baume zu finden.

In neuester Zeit beschrieb Schilberszky[2]) Erscheinungen, wie sie vom „Kirschbaumsterben" bekannt sind, die er Schlagfluß *(Apoplexie, Die-back)* nannte. Unter anderen Ursachen beschrieb er auch Kälteschäden als solche. Alle diese Ursachen haben nach Schilberszky eine Gummosis[3]) zur Folge, die

[1]) Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

[2]) Schilberszky, K., Über die Ursachen der Apoplexie bei den Steinobstbäumen. Angew. Botanik 1932.

[3]) Siehe Bd. 1.

je nach ihrem Umfange, ihrer für die Gesamtfunktion des Baumes bedeutungsvollen Störung, einzelne Teile oder den ganzen Baum plötzlich zum Absterben bringen. Das „Kirschbaumsterben" kann jedoch nicht mit allen seinen Erscheinungen als Folge einer Gummosis gedeutet werden. Sicher ist aber, daß solche Vorgänge innerhalb der komplexen Erscheinung eine Rolle spielen.

Der Hitzetod der Pflanzenzelle

1. Die Bedingungen des Hitzetodes

Die Erkenntnisse der Bedingungen des Hitzetodes zeigen von den ersten Arbeiten an bis in die neueste Zeit hinein eine gewisse Übereinstimmung, sie haben sich in der jüngeren Literatur lediglich verfeinert. Überschreitet die Temperatur der Pflanzenzelle die Maximumgrenze des Bereiches ihres Temperaturbedürfnisses, dann verharrt sie im Zustand der Wärmestarre bis nach einer von der Intensität der Wärmewirkung abhängigen Dauer der Tod eintritt.

Sachs[1]) (1864) und de Vries (1870) beobachteten, daß Pflanzen bei höheren supramaximalen Temperaturen in kürzer Zeit getötet wurden. Bei geringeren Temperaturgraden bedurfte es längerer Zeit bis zur Tötung, und relativ kurze Einwirkungen brauchten zunächst keine schädlichen Folgen zu haben; die Pflanzen gingen aber nachfolgend auch unter den besten Außenbedingungen allmählich zugrunde. Hilbrig[2]) stellte fest, daß die bei der Wärmestarre erfolgte Sistierung der Wachstumsfähigkeit um so nachhaltiger war, je länger die Pflanze einer supramaximalen Temperatur ausgesetzt worden war, und mit steigender Dauer der Hitzeeinwirkung wurden schließlich die Pflanzen getötet. Arthur Meyer untersuchte die Widerstandsfähigkeit von Bakteriensporen gegen hohe Temperaturen und fand dabei, daß für die Tötung mit steigender Temperatur kürzere Zeit der Hitzeeinwirkungen notwendig sind.[3]) Das Ultramaximum[4]) der Temperaturerträglichkeit, die Temperatur, bei welcher der Protoplast momentan stirbt, ist nach Meyer ein Temperaturgrad, bei dem der Protoplast „in einem für uns praktisch nicht mehr meßbaren kleinen Zeitraum" getötet wird.

Nach den Untersuchungen von Buglia[5]) steht die Koagulationstemperatur der Hitzefällung von Eiweißsolen in einer logarithmischen Abhängigkeit von der Erhitzungsdauer, so daß, wie Lepeschkin[6]) den Schluß zieht, in entsprechend langen Zeiträumen auch bei der Zimmertemperatur eine Koagulation stattfindet. Ergebnisse Lepeschkinscher Versuche zeigten, daß die Tötungstemperatur der Pflanzenzelle in einer ähnlichen Abhängigkeit zur Erhitzungsdauer steht und durch folgende Gleichung ausgedrückt werden kann:

$$T = a - b \lg Z,$$

T = die Koagulationstemperatur; a und b = Konstanten; Z = Erhitzungsdauer.

[1]) Zit. nach Pfeffer, Pflanzenphysiol. **2**, 1904.

[2]) Hilbrig, Über den Einfluß supramaximaler Temperatur auf das Wachstum der Pflanzen. Diss. Leipzig 1900.

[3]) Meyer, A., Notiz über eine die supramaximalen Tötungstemperaturen betreffende Gesetzmäßigkeit. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **24**, 1906, 340.

[4]) Engelmann, in Handb. d. Physiol. von Herrmann 1, 1879, 358.

[5]) Buglia, Über die Hitzegerinnung von flüssigen und festen organischen Kolloiden. Zeitschr. f. Chem. und Industrie d. Kolloide **5**, 1909, 291.

[6]) Lepeschkin, W. W., Zur Kenntnis der Einwirkung supramaximaler Temperaturen auf die Pflanze. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **30**, 1912, 703.

Die Konstanten a und b der Formel charakterisieren die individuelle Resistenz der Pflanzenzelle. Daß die relative Hitzeresistenz, d. h. das Resistenzverhältnis zweier Organismen, kein konstantes Verhältnis zu sein braucht, daß es sogar mit steigender Temperatur ein umgekehrtes Vorzeichen erhalten kann, d. h. das Resistenzverhältnis sich umkehrt, geht aus folgenden Ausführungen hervor.

Trägt man die Beziehungen zwischen den für die Tötung notwendigen Expositionszeiten und den betreffenden Temperaturen in ein Koordinatensystem ein, in welchem die Temperaturen als Abszissen und die Logarithmen der Tötungszeiten als Ordinaten abgetragen sind, dann bildet die Verbindung der Punkte eine geradlinige Kurve. Die Lage der Kurve über der Abszisse und gegenüber der Ordinate zeichnet die Resistenz einer Pflanze bzw. eines Pflanzenteiles einmal durch die absoluten Werte, d. h. zwei verschieden resistente Individuen haben bei gegebener Temperatur verschiedene Tötungszeiten oder bei gegebener Expositionszeit verschiedene Tötungstemperaturen, dann aber auch durch den Winkel, den die Kurve über der Abszisse einschließt. Letzterer sagt aus, wie mit steigender Temperatur die Reaktion, welche den Tod herbeiführt, beschleunigt wird.

Eine Kennziffer für die Änderung der Tötungsgeschwindigkeit kann in folgender Weise ermittelt werden. Setzt man die empirisch gefundene Tötungsgeschwindigkeit einer bestimmten Temperatur als Tötungskonstante K_t und die Tötungsgeschwindigkeit einer anderen, 10° höheren Temperatur, als Tötungskonstante K_{t+10} in das Verhältnis $\frac{K_{t+10}}{K_t}$, dann erhält man den Temperaturkoeffizienten Q_{10}, welcher aussagt, um wieviel mal die Geschwindigkeit des Vorganges durch 10° Temperaturerhöhung vergrößert wird.

Bei Bakterien wurden Q_{10}-Werte zwischen 5 und 15 gefunden.[1]) Nach Goodspeed haben gequollene Gerstenkörner den Temperaturkoeffizienten 11.;[2]) bedeutend höher ist er nach Ayres bei der sehr wärmeempfindlichen Meeresalge *Ceramium tenuissimum* mit durchschnittlich 37,6 festgestellt worden.[3]) Collander fand bei Untersuchungen mit *Tradescantia discolor, Beta vulgaris, Brassica oleracea, Elodea densa,* der *Chlorophycee Drapanaldia glomerata* und *Pisum sativum* die Werte 26, 71, 80, 31, 43 und 118.

Bei gequollenen Samen des Winterweizens stellte Porodko[4]) Q_{10}-Werte fest, die im Mittel zwischen 54,3 und 84,5 liegen. Weitere Arbeiten von Porodko[5]) befassen sich theoretisch mit der Feststellung der Absterbegeschwindigkeit erhitzter Samen. Sie werden für die Handhabung der Heißwasserbeize noch eine Bedeutung haben.[6]) Vor allen Dingen hatte er die Unsicherheit der Feststellung des „Todespunktes" eines Individuums dadurch ausgeschaltet, daß er nicht einzelne Individuen auswertete, sondern unter Berücksichtigung der normalen Keimfähigkeit das Verhältnis der noch verschiedenen Erhitzungsintensitäten und Erhitzungs-

[1]) Literatur siehe Collander, R., Beobachtungen über die quantitativen Beziehungen zwischen Tötungsgeschwindigkeit und Temperatur beim Wärmetod pflanzlicher Zellen. Societas Scientiarum Fennica Commentationes Biologicae. T. I, Nr. 7. Helsingfors 1924, 1.

[2]) Zit. nach Collander, s.[1]). 1924.

[3]) Zit. nach Collander, s.[1]). 1924.

[4]) Porodko, Th. M., Einfluß der Temperatur auf die Absterbegeschwindigkeit der Samen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 44, 1926, 73.

[5]) Porodko, Th. M., Über die Absterbegeschwindigkeit der erhitzten Samen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 45, 1927, 4. ders., Zeitlicher Keimungsverlauf der erhitzten Samen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 45, 1927, 12.

[6]) s. S. 587 dieses Handbuches.

zeiten keimenden und nichtkeimenden Samen feststellte. Aus dem Gesamtversuch nahm er diejenigen Einzelversuche heraus, welche unter verschiedenen Hitzeexpositionsbedingungen den gleichen Prozentsatz des Keimverlustes zum Ergebnis hatten und berechnete aus diesen die Q_{10}-Werte. Praktisch ist dabei der Keimverlust als Hitzetod anzusehen, und die methodische Umgehung der Feststellung des individuellen Todespunktes ist keineswegs ein Nachteil. Es besteht nämlich ein grundsätzlicher Unterschied zwischen der Feststellung des Temperaturkoeffizienten einer chemischen Reaktion und desjenigen des Hitzetodes. Während dort das Ergebnis der Reaktion meßbar ist und in diskreten Werten festgelegt werden kann, ist hier der Tod, der doch mit einer Zahlengröße in die Rechnung gesetzt werden muß, immer eine Größe, deren einwandfreie zeitliche Feststellung noch als ungelöstes Problem gelten muß. Jedenfalls ist seine Feststellung nur durch einen umständlichen Weg über weitere Erfahrungen möglich, der viele Fehlerquellen birgt und der mehr oder minder angenommenen Größe erhebliche Unsicherheit gibt. Damit mag auch die große Variation der an einem Organismus experimentell festgestellten Q_{10}-Werte zusammenhängen. Wie schon Lepeschkin in Versuchen mit *Spirogyra* festgestellt hatte, daß die Q_{10}-Werte zwischen 14 und 38 schwankten[1]), so fand auch Illert[2]) bei einem Organismus Q_{10}-Werte, die zwischen 1 und 75 liegen.

Weitere unvermeidliche Fehler bei der Bestimmung der Q_{10}-Werte, die ebenfalls eine Variation verschulden, sind die Umstände, daß bei der Bestimmung des Temperaturzeitverhältnisses in relativ niedrigen Temperaturen lange Zeiträume nötig sind, in denen sich die Organismen im Entwicklungsgang verändern, und daß in relativ hohen Temperaturen die Erwärmungsdauer einen unbekannten großen Teil der Expositionszeit in Anspruch nimmt. Man wird daher, wenn man die Temperaturzeitverhältnisse für eine große Reihe von Temperaturgraden feststellt und sie in ein Koordinatensystem einträgt (Ordinate = Logarithmen der Zeit; Abszisse = Temperaturgrade), meist keine gerade Kurve, sondern eine *S*-Kurve mit einer mehr oder minder langen geraden Mitte bekommen. Anfang und Ende der Kurve entsprechen dann auch geringeren Q_{10}-Werten.

Vergleicht man unter Berücksichtigung einer eindeutigen Bestimmung die Q_{10}-Werte einer Reihe pflanzlicher Objekte, dann geht daraus hervor, daß die Individualität einer Pflanze als Objekt, Varietäts- oder Artvertreterin auch durch eine mit steigender Temperatur eigentümlichen Änderung der Tötungsgeschwindigkeit zum Ausdruck kommt. Die Hitzeresistenz der Pflanze ist also als Eigenschaft nicht allein mittels ihrer positiven oder negativen Reaktion gegenüber einer bestimmten Temperatur zu analysieren, sondern auch mit dem Verhalten der Pflanze gegenüber anderen Temperaturen festzustellen.

Würde man in dieser Weise die Hitzeresistenz zweier ungleicher pflanzlicher Objekte vergleichen, dann gäbe es hypothetisch folgende Möglichkeiten des Resistenzverhältnisses. Das Objekt *A* kann bei der Temperatur *T* in der Zeit *Z* getötet werden. Das Objekt *B* benötigt hierzu bei derselben Temperatur eine längere Zeit. Das würde bedeuten: Objekt *B* ist bei der Temperatur *T* resistenter als Objekt *A*. Untersucht man nun das Resistenzverhältnis auch bei den Temperaturen $T + 5^0$ und $T + 10^0$, dann entscheidet die Änderung, d. h. die individuelle Beschleunigung der Tötungsgeschwindigkeit, die Resistenzverhältnisse bei diesen Temperaturen. Geht die Beschleunigung parallel, dann erhält man ein ähnliches Resistenzverhältnis. Divergiert die Beschleunigung, ist sie also beim Objekt *A* größer als beim Objekt *B*, dann wird auch das Resistenzverhältnis größer. Konvergiert sie, ist sie beim Objekt *A* kleiner als beim Objekt *B*, dann wird das Resistenzverhältnis kleiner, d. h. der bei der Temperatur *T* beobachtete Unterschied in der Hitzeempfindlichkeit ist bei der Temperatur $+ 5^0$ geringer und bei der Temperatur $T + 10^0$ wiederum geringer. Es ist sogar möglich, daß *A* gegenüber der Temperatur *T* empfindlicher ist als *B*, daß bei der Temperatur $T + 5^0$ der Unterschied verschwindet und bei der Temperatur $T + 10^0$ das Resistenzverhältnis sich umkehrt, Objekt *B* also empfindlicher ist als Objekt *A*.

---

[1]) Lepeschkin, W., Kolloidchemie des Protoplasmas, Berlin 1924, 166.

[2]) Illert, H., Bot. Untersuchungen über Hitzetod und Stoffwechselgifte. Bot. Archiv 7, 1924, 133.

2. Über die Mechanik und die eigentliche Todesursache beim Hitzetod der Pflanzenzelle

Lepeschkin[1]) beobachtete bei Versuchen mit *Spirogyra*, die er durch eine Temperatur von 43° C langsam zum Absterben brachte, wie der Tötungsvorgang in vier Stadien verläuft. „Das erste Stadium besteht nur in einer unsichtbaren Dispersitätsänderung, die sich durch eine Zunahme der Permeabilität des Protoplasmas für Wasser und gelöste Stoffe bemerken läßt. Das zweite Stadium ist durch eine sichtbare Koagulation in den oberflächlichen Protoplasmaschichten gekennzeichnet". Eine vollständige Koagulation der Chloroplasten folgt dann als drittes und schließlich die vollständige Koagulation des Protoplasten als viertes Stadium. Die letzten zwei Stadien können auch zusammenfallen. Unterbrach er in den ersten beiden Stadien die Erhitzung, dann erholten sich die Zellen und trugen keinen Schaden davon.

Für die Beantwortung der Frage nach der Natur des Hitzetodes ist das Wissen über die Änderung der Reaktionsgeschwindigkeit, wie sie mit steigender Temperatur durch die Verkürzung der für die Tötung notwendigen Expositionszeiten zum Ausdruck kommt, von Bedeutung. Der Annahme, der Hitzetod der Pflanzenzellen sei die Folge eines lebenswidrig beschleunigten Ablaufes irgendwelcher chemischer Reaktionen, die bei erträglichen Temperaturen lebensfördernd oder erträglich langsam verlaufen[2]), widersprechen die hohen Q_{10}-Werte des Hitzetodes (S. 571—572); denn nach van't Hoff wird in der Regel die Geschwindigkeit chemischer Reaktionen bei einer Temperatursteigerung von 10° C höchstens verdoppelt bis verdreifacht.[3])

Näher verwandt sind die Q_{10}-Werte des Hitzetodes denjenigen der Hitzedenaturierung der Eiweißstoffe, die von Lepeschkin[4]) zwischen 14 und 9500 gefunden wurden, und denjenigen der Hitzekoagulation der denaturierten Eiweißkörper, die im Bereich von 1,5 bis 25 festgestellt worden sind. Letztere sind abhängig vom Salzgehalt der kolloidalen Lösung[5]) und steigen mit der Konzentrationserhöhung desselben. Lepeschkin nimmt auch an, daß der Hitzetod des Protoplasten auf eine Hitzegerinnung seiner Eiweißstoffe zurückzuführen ist.

Die Abhängigkeit der Hitzekoagulation des pflanzlichen Plasmas von der Salzkonzentration wurde durch die Arbeiten von Kahho[6]) in besonders exakter Weise bestätigt. Er fand einen Zusammenhang zwischen dem Permeiervermögen

---

[1]) Lepeschkin, W., The constancy of the living substance. Studies fr. the Labor. of Plant Phys. of Charles University. Prague 1923, 5—44; zit. nach dems., Kolloidchemie des Protoplasmas. Berlin 1924, 125.

[2]) Die Größenordnungen von Q_{10}-Werten der an der Assimilation beteiligten Reaktionen und der Atmung sind bekannt. Sie liegen im Rahmen der van't Hoffschen Regel. Benecke-Jost, Pflanzenphysiol. 1, 1925, 213 u. 340.

[3]) Nernst, W., Theoretische Chemie, Stuttgart 1921, 8—10. Aufl., 751.

[4]) Zit. nach Lepeschkin, s.[1]). 1924, 43.

[5]) Lepeschkin, s.[1]). 1924, 165.

[6]) Kahho, H., Über die Beeinflussung der Hitzekoagulation des Pflanzenprotoplasmas durch Neutralsalze. Bioch. Zeitschr. 117, 1921, 87; ders., Über die Einwirkung von Säuren auf die Hitzegerinnung des Pflanzenplasmas, Bioch. Zeitschr. 144, 1924, 104.

der Salze und ihrer Wirkungsmöglichkeit, die Koagulationstemperatur des Protoplasmas herabzusetzen. „Die am schnellsten permeierenden Salze setzen die Koagulationstemperatur am meisten herab." Die Beziehung zwischen dem Charakter des Salzes und der Koagulationstemperatur des Protoplasmas ist wahrscheinlich eine doppelte, denn die Reihenfolge, die Höber[1]) in der Wirkung auf die Koagulationstemperatur der Hitzegerinnung von Hühnereiweiß angibt, entspricht der Ordnung der Salze in ihrer Wirkung auf die Hitzekoagulation des Protoplasmas. Ferner waren nach Kahho[2]) Salze, die ein geringes Permeiervermögen haben, nicht etwa unwirksam, sondern bewirkten eine relativ hohe Hitzeresistenz. Da die Reihe des Permeiervermögens der Salze der Reihe ihrer quellungsfördernden und in der umgekehrten Folge ihrer quellungshemmenden Wirkung entspricht[3]), scheint die Empfindlichkeit der Zelle gegen Hitze eine Funktion ihres Quellungszustandes zu sein, eine Ansicht, die, wie wir unten noch sehen werden, von anderen Forschern vertreten wird.

Es muß aber auch die Einwirkung der Hitze auf andere Stoffe als das Eiweiß beim Tötungsvorgang eine Rolle spielen, wie es an einem zoologischen Objekt zuerst beobachtet wurde. Heilbrunn[4]) fand, daß bei der Hitzekoagulation der Seeigeleier fettige Stoffe sich feiner im Protoplasma zu verteilen scheinen und daß schon eine sehr geringe Konzentration des lipoidlösenden Äthers die Hitzekoagulation des Protoplasmas beschleunigt. Hieraus schließt Heilbrunn, daß der Hitzetod als eine Störung der Protoplasmalipoide anzusehen sei.[5])

Welcher Baustoff unter der Hitzewirkung zuerst versagt und das Zellgebäude zum Einsturz bringt, ob die Eiweiße oder Lipoide, kann heute noch nicht gesagt werden. Für beide müssen wir annehmen, daß sie artspezifisch sein können.[6]) Man könnte deshalb auch annehmen, daß sowohl verschiedene Eiweiße als auch verschiedene Lipoide gegenüber der Hitzeeinwirkung unterschiedliches Beharrungsvermögen für ihre Eukolloidität, also unterschiedliche Hitzeresistenz, besitzen. Man könnte ferner annehmen, daß je nach der artspezifischen Komposition der Eiweiß- und Lipoidkomponenten des Protoplasmas entweder der das Eiweiß angreifende geloide Prozeß oder der die Lipoide angreifende Prozeß (solvide? [siehe Heilbrunn]) den Auftakt zum Hitzetod der Zelle gibt.

Heilbrunn[7]), der, wie schon gesagt wurde, den Hitzetod der Seeigeleier als eine Störung der Lipoidkomponente des Plasmas ansieht, fand, daß Wasserentzug die Hitzeresistenz des Plasmas erhöht. Dieses stimmt mit der weiter unten noch zu beschreibenden Weberschen Vorstellung über die Bedeutung der Änderung des Quellungszustandes des Plasmas für die Änderung der Hitzeresistenz

[1]) Höber, zit. nach Kahho, s. S. 573. 1921.

[2]) Kahho, H., Über die Beeinflussung der Hitzekoagulation des Pflanzenplasmas durch die Salze der Erdalkalien. VI. Bioch. Zeitschr. **151**, 1924, 102.

[3]) Kahho, H., s.[2]). 1924; Walter, H., Plasmaquellung und Wachstum, Zeitschr. f. Bot. **16**, 1924, 364.

[4]) Heilbrunn, zit. nach Liesegang, R. E., Biol. Kolloidchem. Dresden-Leipzig 1928, 20.

[5]) Heilbrunn, zit. nach Döring, H., Zur Mechanik des Hitzetodes pflanzlicher Zellen. Vorläufige Mitteilg. Sep. aus dem Bot. Institut. Kiel 1932.

[6]) Benecke-Jost, Pflanzenphysiol. **1**, 1924, 12.

[7]) Heilbrunn, zit. nach Döring, s.[5]). 1932.

überein.[1]) Döring[2]) ging dieser Frage nach und verglich in einem Versuche die Hitzeresistenz normaler und durch Plasmolyse entquollener Epidermiszellen von *Allium Schoenoprasum* und *Gentiana lutea*. Dabei stellte er fest, daß die Entquellung nur die Resistenz des Tonoplasten erhöht, dagegen für die Resistenz des Binnenplasmas keine Bedeutung hat. Anders ist es bei Fukuseiern. Bei diesen erhöht ein Wasserentzug die Resistenz der ganzen Zelle. Sie verhalten sich also, wie Döring sagt, nach der Heilbrunnschen Theorie des Hitzetodes. Die oben zitierten Versuche mit Epidermiszellen zeigen, daß die Heilbrunnsche Theorie nicht allgemein gültig ist. Sie stützen andererseits unsere oben ausgeführte Vermutung, daß je nach der artspezifischen Zusammensetzung des Protoplasmas einmal die Hitzeempfindlichkeit der Eiweißkomponente des Plasmas und ein andermal die Hitzeempfindlichkeit der Lipoidkomponente den Auftakt des Hitzetodes geben. Damit ist noch nicht gesagt, daß die Natur des Hitzetodes, oder besser gesagt, der Ablauf des Vorganges artspezifisch sei. Es ist durchaus möglich, daß er bei verschiedenen Gewebselementen verschieden ist. In Anbetracht des Temperaturzeitverhältnisses der Bedingung des Hitzetodes (S. 570) müssen wir auch damit rechnen, daß der Vorgang des Hitzetodes bei verschiedenen Temperaturen verschieden sein kann.

Zellen von *Allium cepa* sind nach Döring[3]) bei Vakuolenkontraktion und Kappenplasmolyse hitzeresistenter. Dieser Zustand bedeutet nach Höfler[4]) eine gesteigerte Wasseraufnahme des Protoplasten. Man könnte daraus schließen, daß in dem einen Falle (Seeigeleier und Fucuseier) Wasserentzug und im anderen Wasseraufnahme die Resistenz fördert und daß Kahhos Feststellungen über die Resistenzverminderung[5]) durch quellungs- und permeabilitätsfördernde Salze[6]) keine Allgemeingültigkeit zukommt. Aber wie schon Höfler[7]) andeutete, ist es zweifelhaft, ob bei der Kappenplasmolyse das Protoplasma lebt. Auch Döring[8]) spricht über die Hitzeresistenz bei Kappenplasmolyse nicht mit eindeutiger Bestimmtheit. Er meint, dieses Verhalten würde als pathologisch aufzufassen sein. Durch Struggers[9]) eingehende Beschreibungen der Vorgänge, deren Begleiterin die Kappenplasmolyse ist, gewinnt man den Eindruck, als ob sie mehr ein Symptom des Absterbens denn eine Lebensäußerung sei und den postmortalen Plasmaquellungen gleichgestellt werden müßte, die Kahho[10]) beschrieben hat.

Nach neueren Arbeiten müssen bei der Beurteilung der Ursachen und der Natur des Hitzetodes noch andere Faktoren in Erwägung gezogen werden. Weber[11]) hat gefunden, daß bei geöffneten Stomata die Schließzellen hitzeresistenter als die Nebenzellen sind, und daß es bei geschlossenen Stomata umgekehrt ist. Bekanntlich ist in den Schließzellen geöffneter Stomata die Stärke zu Zucker

---

[1]) Weber, F., Hitzeresistenz funktionierender *Stomata*-Nebenzellen. Planta, Arch. f. wiss. Bot. **2**, 1926, 669; siehe auch Kahho, H., s. S. 574. 1924 und Walter, H. s. S. 574. 1924.
[2]) Döring, H., s. S. 574. 1932. [3]) Döring, s. a. 574. 1932.
[4]) Höfler, K., Über Kappenplasmolyse. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **46**, 1928, 73.
[5]) Kahho, H., s. S. 573 u. 574. 1921 u. 1924.
[6]) Siehe auch Walter, H., Plasmaquellung und Wachstum. Zeitschr. f. Bot. **16**, 1924, 364.
[7]) Höfler, K., s. [4]). 1928, 75.
[8]) Döring, s. S. 574. 1932.
[9]) Strugger, S., Über Plasmolyse mit Kaliumrhodanid. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **50**, 1932, 24.
[10]) Kahho, s. S. 574. 1924.
[11]) Weber, F., Hitzeresistenz funktionierender Stomata-Nebenzellen. Planta, Arch. f. wiss. Bot. **2**, 1926, 669.

abgebaut und gleichzeitig in den Nebenzellen die Stärke aufgebaut. Beim Schließen der Stomata wird das Stärkezuckerverhältnis umgekehrt, d. h. in den Schließzellen der Zucker zu Stärke aufgebaut und in den Nebenzellen die Stärke zu Zucker abgebaut. Weber sieht hierin eine Beziehung zum Wechsel des Hitzeresistenzverhältnisses. Unter Berufung auf die Arbeiten von Walter[1]), aus denen hervorgeht, daß die Saugkraft des Plasmas mit der Saugkraft des Zellsaftes im Gleichgewicht steht, führt er den Resistenzwechsel auf den wechselnden Wassergehalt des Plasmas zurück. Mit dem Stärkeabbau würde die Saugkraft des Zellsaftes erhöht, und die dabei entstehende Saugkraftdifferenz zwischen Zellsaft und Plasma dadurch ausgeglichen, daß das Plasma an den Zellsaft Wasser abgibt, was ja eine Saugkrafterhöhung des Plasmas bedeutet. Mit diesem Vorgang, d. h. mit der Saugkrafterhöhung des Plasmas, soll die Zelle hitzeresistenter und mit dem umgekehrten Vorgang hitzeempfindlicher werden. Soweit Weber. Zur Kritik stehen noch die Fragen: Warum erhöht beim Abbau der Stärke der entstehende Zucker primär nur die Saugkraft des Zellsaftes und nicht die des Plasmas? Warum wird der Zucker vom Plasma, wo doch die Verzuckerung der Stärke stattfindet, über den Konzentrationsausgleich hinaus an den Zellsaft abgegeben, was doch die Voraussetzung der Weberschen Vorstellung sein muß?

Eine Nachuntersuchung der Weberschen Versuche hat Döring[2]) unternommen. Dieser Forscher kam zu dem Ergebnis, daß dem Hitzetod der Zelle eine Verquellung der Stärke vorausgeht und daß Zellen mit verquollener Stärke „dem äußeren Anblick nach als abgestorben" erscheinen, es aber nicht zu sein brauchen „Resistenzunterschiede also vorgetäuscht werden können". Damit ist aber nicht gesagt, daß durch die Stärkequellung die Zelle nicht geschädigt würde. In Zellen mit verquollener Stärke sind die Chloroplasten zerstört, so daß auch eine erhebliche Schädigung des Protoplasmas anzunehmen ist. Döring steht auf dem Standpunkte, daß das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein quellungsfähiger Stärke die Resistenz der Zelle entscheiden kann, und daß ein Resistenzantagonismus von Schließ- und Nebenzellen der Stomata durch das Alternieren des Stärkeführens möglich sei. Diese Vorstellung steht im Gegensatz zu Lepeschkins Feststellung an *Spirogyra*zellen[3]), nach der eine Stärkequellung erst nach dem Absterben der Zellen eintreten kann. Für Döring spricht andererseits seine Beobachtung, daß Sacharophylle, d. h. Objekte, die keine Stärke führen, die aber trotzdem einen normalen Turgormechanismus besitzen, keinen Resistenzantagonismus im Weberschen Sinne zeigen. Vorläufig bleibt also als Parallele zum Resistenzwechsel der Stomata-Schließ- und Nebenzellen der Wechsel einer Möglichkeit der Stärkequellung aber lediglich durch die eine einwandfreie Tatsache gedeckt, daß Stärke, die quellen könnte, vorhanden oder nicht vorhanden ist.

---

[1]) Walter, H., Protoplasma- und Membranquellung bei Plasmolyse. Jahrb. f. wiss. Bot. **62**, 1923, 145; ders., Plasmaquellung und Wachstum. Zeitschr. f. Bot. **16**, 1924, 351.

[2]) Döring, H., Zur Mechanik des Hitzetodes pflanzlicher Zellen. Vorl. Mittlg. Sep. aus dem Bot. Institut, Kiel 1932.

[3]) Lepeschkin, W. W., Über die Stärkequellung in lebenden und toten Zellen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **43**, 1925, 16.

Den Eindruck, den wir mit dem Überblick über die Kältetodforschung schon gewonnen haben, müssen wir hier bezüglich der Frage nach dem Hitzetod der Pflanze wiederholen. Je eingehender und tiefer schürfend die Forschung wird, desto komplizierter wird auch die Möglichkeit der Erkenntnis. Die Entwicklung des Wissens über den Hitzetod der Pflanze scheint nicht nach einer Theorie zu zielen, mit der man den Hitzetod kurz gefaßt als einen Vorgang bestimmter Art beschreiben könnte. Vielmehr scheint sie einen Weg zu nehmen, auf dem uns neben klar erkennbaren Fällen verschiedener Art eine große Zahl neuer Rätsel auftauchen.

Hitzeschäden

1. Vorbemerkungen

Vor der Beschreibung von Hitzeschäden sei über die Hitzeresistenz als Eigenschaft der Pflanze etwas ausgesagt.

In den vorstehenden Abhandlungen über die Bedingungen, die Mechanik und die Natur des Hitzetodes wurde ausgeführt, daß er nicht so einfach zu verstehen ist, wie er oft in der älteren mehr allgemein gehaltenen Literatur dargestellt worden ist, wo meist nur gesagt wurde, daß mit dem Steigen der Temperatur über eine gewisse Grenze das Eiweiß des Zellinhaltes ausflocken und darum die Zelle zugrunde gehen müsse. Auf Grund der Tatsachen, daß der Hitzetod der Pflanzen nicht immer ein so einfacher Vorgang zu sein braucht, daß vielmehr mit verschiedenen Teilvorgängen zu rechnen ist, von denen der eine oder andere den Auftakt gibt, und daß die einzelnen Vorgänge ganz verschiedene Temperaturabhängigkeit haben können, ist anzunehmen, daß die Hitzeresistenz als Eigenschaft nicht leicht beurteilt werden kann. Hinzu kommt noch, daß die relative Hitzeresistenz, der Vergleich zweier Resistenztypen, nicht ein konstantes Wertverhältnis zu sein braucht, wie wir es in theoretischen Erwägungen der Bedingungen des Hitzetodes erkannt haben. Bei ungleicher Veränderlichkeit der Reaktionsgeschwindigkeit kann das Wertverhältnis bei verschiedenen Temperaturen verschiedene Größen haben, Null sein und sogar seinen Sinn ändern. Daß über die Hitzeresistenz als Eigenschaft und über ihre Veränderlichkeit nur in großen Zügen etwas auszusagen ist, kann unter solchen komplizierten Bedingungen kein Anlaß zu Verwunderungen sein.

Die Ansicht einiger Forscher (S. 576), mit dem Quellungszustand würde sich die Hitzeempfindlichkeit der Pflanze ändern, wird durch einen Vergleich verschiedener Vertreter der Pflanzenwelt nur teilweise bestätigt. Poikilohydre Pflanzen, die ihren Quellungszustand in nahezu vollständiger Abhängigkeit vom Feuchtigkeitsgehalt ihrer Umwelt ändern, wie Pilze, Algen, Flechten und Moose[1]), und bei anhaltender Dürre unbeschadet austrocknen können, gewinnen mit dem Wasserverlust eine weit höhere Hitzeresistenz.[2]) Man denke nur daran, welche Temperaturen solche Organismen selbst in unseren Breiten an Felsen, die sich unter der Sonnenbestrahlung stark erwärmen, zu ertragen haben. Bei

[1]) Walter, H., Die Hydratur der Pflanzen. Jena 1931, 9.

[2]) Literatur siehe Pfeffer, W., Pflanzenphysiol. 2, Leipzig 1904, 293.

den höheren, homoiohydren Pflanzen[1]), deren Wasserhaushalt den Quellungszustand der Pflanze in möglichster Gleichmäßigkeit hält, bei denen also die Schwankungen der Umweltsfeuchtigkeit nur einen geringen Einfluß haben, scheint die Abhängigkeit der Hitzeresistenz vom Quellungszustand weniger ausgeprägt zu sein. Denn gerade die wasserreichen, typischsten Vertreter der homoiohydren Pflanzen, die Kakteen, haben, wie auch viele unserer heimischen Sukkulenten, eine besonders hohe Hitzeresistenz. Wie weit bei solchen Pflanzen Änderungen des Quellungszustandes auch eine Änderung der Hitzeresistenz bewirken, ist nicht bekannt. Sicher ist aber, daß sie bei ziemlich starkem Wassergehalt eine hohe Hitzeresistenz haben. Daraus ist zu schließen, daß die Hitzeempfindlichkeit nicht allgemein mit dem Wassergehalt parallel geht.

Bei den meisten der in der Natur vorkommenden Krankheiten und Todesfälle, die man als Hitzewirkungen ansprechen könnte, wird es schwierig sein, zu entscheiden, ob es eine Dürrewirkung, eine Lichtwirkung oder eine Hitzewirkung ist.

Die Lichtwirkung wird von der Hitzewirkung wenig zu unterscheiden sein, da die eine in ihrer Natur der anderen nahe zu stehen scheint.[2]) Supramaximale Lichtintensitäten bewirken eine größere Hitzeempfindlichkeit der Pflanze[3]); ob sich dabei gleichsinnige Wirkungen addieren, oder ob von zwei verschieden spezifischen Wirkungen die eine die Wirkungsmöglichkeit der anderen dadurch beeinflußt, daß sie die Empfindlichkeit des Objektes ändert, ist nicht bekannt.

Fast alle „Hitzeschäden" sind deshalb bezüglich ihrer Ursachen anzuzweifeln. Und ein einwandfrei nur als Hitzewirkung nachzuweisender Schaden dürfte ein seltener Fall sein, sofern er nicht der Erfolg eines zielsicheren Experimentalversuches war.

2. Das „Verbrennen" der Blätter im Freien

Im allgemeinen wirken Temperaturen zwischen 40 und 50° C auf die Laubblätter tödlich. Bei Fettpflanzen *(Sempervivum)* ist jedoch beobachtet worden[4]), daß sie solche Temperaturen schadlos ertragen.

Eine Erscheinung, die das Verbrennen der Blätter genannt wird, ist am häufigsten bei Glashauspflanzen zu beobachten, die im Frühjahr ins Freie gebracht werden. Nicht immer wird das Blatt getötet, sondern manchmal nur gerötet oder gebräunt. Bei gewölbten Blättern ist oft nur die Wölbung an der Oberseite verfärbt, und anstatt grün ist sie kupferig gerötet (Rosen). Im Laufe einiger Wochen kann sich eine solche Pflanze selbst unter Verbleiben an ihrem Standort wieder ausheilen.

Experimentell prüfte Sorauer[5]) einen derartigen Fall bei Topfexemplaren von *Canna Indica*, von denen die größte Anzahl bei trübem Wetter aus dem Glashause, in welchem sie bis zur Entfaltung der ersten Blüten angetrieben worden war, ins Freie gebracht wurde.

[1]) Walter, s. S. 577. 1931.

[2]) Lepeschkin, W., Kolloidchemie des Protoplasmas. Berlin 1924. S. 174.

[3]) Lepeschkin, W., The constancy of the living substance. Studies from the laboratory of Plant Physiol. Charles university. Prague 1923, 26.

[4]) Askenasy, Über die Temperatur, welche Pflanzen im Sonnenlichte annehmen. Bot. Zeitg. 1875, 441.

[5]) Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

Einige Töpfe blieben zwei Tage länger im Glashause und wurden dann in der Mittagsstunde neben die früher freigestellten Exemplare eingesenkt. Die oberen Blätter erschienen nun schon am Nachmittag weißstreifig, da die von den wasserleitenden Nerven am weitesten entfernten Partien eines jeden Interkostalfeldes abgestorbenes Gewebe zeigten. Am breitesten waren die weißen Streifen am Blattrande und keilten sich nach der Mittelrippe hin allmählich aus, so daß man deutlich wahrnehmen konnte, wie das Verbrennen des Blattes in denjenigen Regionen am frühesten und stärksten auftrat, die von dem Wasserleitungssystem der starken Gefäßbündel am weitesten entfernt lagen.

An den weißen Stellen erschien die Epidermis nicht wesentlich alteriert, wohl aber das Palisadenparenchym, das keine Chloroplasten mehr besaß, während eine Übergangszone nach dem mit großen wandständigen Chlorophyllkörpern versehenen gesunden Gewebe hin zwar noch grün-gefärbten, aber wolkigen Inhalt zeigte. In dem weißgewordenen Gewebe,

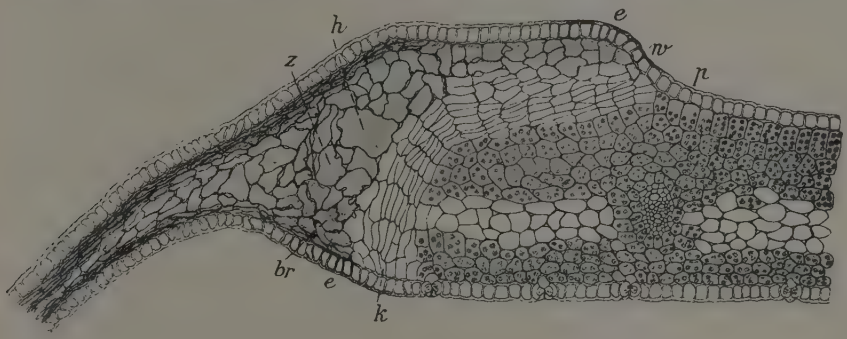


Abb. 123. Durch Sonnenbrand abgetötete Stelle eines Blattes von Clivia nobilis.

dessen Zellwandungen hell verblieben waren, zog Glyzerin nur noch geringe Inhaltsmasse zusammen. An den stärkst beschädigten Stellen war die Epidermis vom Blattfleisch hier und da blasenartig abgehoben (Brandblasen), und die Zerstörung des Chlorophyllkörpers war bis zur Blattunterseite vorgedrungen. Nach einigen Wochen konnte man bei den verbrannten Blättern in den oben erwähnten Übergangszonen übrigens eine Regeneration der Chloroplasten beobachten. Unterhalb der Brandblasen, bei denen die Epidermiszellen teilweise zusammengesunken erschienen, war nunmehr Pilzmyzel nachzuweisen.

Ein Kollabieren der Epidermiszellen beobachtete Rowlee[1]) auch nach einstündiger Einwirkung von elektrischem Bogenlicht, das in einem Meter Entfernung auf Blätter von Heliotrop wirkte. Andere Pflanzen, z. B. *Ficus elastica* blieben unter gleichen Umständen unverändert.

Bei fleischigen, langlebigen Blättern, besonders von Pflanzen schattiger Standorte, grenzt sich das gesunde Gewebe von dem verbrannten durch eine Korkzone ab, wie es die Abbildung eines durch Sonnenbrand beschädigten Cliviablattes zeigt (Abb. 122).

Man konnte beobachten, wie die Lage des Blattes den Ausschlag für den Ort der Entstehung der Brandflecke gab, in dem nur die senkrecht zur Wärmequelle orientierten Stellen sich gelbgrau verfärbten und zusammensanken. Am folgenden Tage war der Brandfleck vollständig braun und brüchig. Die jüngsten Blätter hatten nicht gelitten. Die Grenze zwischen totem und lebendem Gewebe ist, sobald der Brandfleck durch die ganze Blattdicke hindurch geht, scharf; wenn aber nur die Blattoberseite beschädigt ist, zeigt sich eine verwaschene Übergangszone. In derselben bemerkt man, daß die Chloroplasten spangrün werden, während der übrige Zellinhalt gelbgrün erscheint. Es wird die anfangs gleichmäßig stark lichtbrechende Masse des Chlorophyllkorns in ihren Konturen weniger scharf, und eine große Menge feinster

[1]) Rowlee, W., Effect of electric light upon the tissues of leaves. Proc. Soc. Pom. Agr. Sc. 1898, 50—58 mit 2 Taf.; vgl. Justs bot. Jahresber. **2**, 1900, 287.

Körnchen geben demselben eine sandige Beschaffenheit. Schließlich bilden die Chloroplasten schmutzig-teegrüne bis schwarzgrüne Gruppen, die dadurch eine strangartige Gestalt annehmen, daß die Zelle zusammensinkt. Diese Inhaltsmassen, welche einer Wand anliegen, bleichen schnell durch die Sonne aus und veranlassen nunmehr die gelbbraune Färbung der Brandflecke.n

Das gesunde Gewebe beginnt alsbald, sich durch eine Korkzone (*k*) von dem beschädigten abzuschließen, wobei auch die inhaltsreich verbleibenden Zellen der Übergangszone (*gr*), die sich zunächst noch etwas unter Wellung ihrer Membranen vergrößern (*h*, *z*) und größere Interzellularräume aufweisen, allmählich sterben.

Wenn der Brandfleck etwas älter wird, verfärbt er sich tiefer braun, wobei auch die nicht zusammensinkenden Epidermiszellen (*e*) bis an das gesunde Gewebe heran beteiligt sind. Die Korkzone (*k*) entsteht durch Fächerung der an der Grenze des Brandfleckes lebendig bleibenden sich streckenden Mesophyllzellen, deren rückwärts anstoßenden Normalzellen (*p*) etwas ärmer an Chlorophyll zu bleiben pflegen. Bemerkenswert ist das schwielige Hervortreten der Randzone (*w*) des normalen Blatteiles an der Grenze der Brandstelle; dieses Verhalten erklärt sich durch die Streckung der die Korkzonen liefernden Zellen und des davor liegenden, beschädigten, aber nicht sofort getöteten (*h*) Mesophylls.

3. Brennflecken

Auf den Blättern der Pflanzen in Glashäusern können nach Zeiten intensiven Sonnenscheins Flecken entstehen, die als Brandflecken bezeichnet werden. An ihrem Entstehen sind Blasen im Glase der Gewächshausscheiben beteiligt, die als Brennlinsen wirksam sind. Seltener spielen Wassertropfen diese Rolle. Mitunter ist zu beobachten, daß solche Brennflecke in reihenförmiger Anordnung auftreten bzw. Brennstreifen bilden. Dieses ist darauf zurückzuführen, daß mit der Veränderung der Sonnenstellung sich auch die Lage des Brennpunktes ändert, d. h. auf dem geschädigten Blatt in der umgekehrten Richtung der Veränderung der Sonnenstellung wandert.[1])

Im allgemeinen wirken Wassertropfen auf Blättern nicht als Brennlinsen. Daß jedoch das Spritzen in Glashäusern gefährlich sein kann, geht aus einem Versuch hervor, bei welchem ein Wassertropfen an der Unterseite eines in einiger Entfernung von der Blattfläche aufgekitteten Deckglases hing. Hierbei ließen sich auch Spuren von Brennflecken erzeugen, während direkt aufliegende Wassertropfen keine Beschädigung hervorbrachten.

Das Vorkommen von Brennflecken auf Blättern ist auch für das freie Land vielfach behauptet worden, sicher scheint es in Gegenden mit hohem Sonnenstande vorzukommen. David[2]) berichtet, daß in Ägypten die Tautropfen auf den Blättern der Baumwolle wie Brennlinsen wirken und rote Flecke erzeugen.

4. Hitzeschäden an Sisalagaven

In Tropenpflanzungen sind an der Unterseite der Blätter von Sisalagaven eingesunkene, bunte, mitunter weiße und schließlich schwarz gefärbte Flecken von unregelmäßiger Form und Größe zu beobachten, die später bei der Aufbereitung dunkle Massen eingetrockneten Blattfleisches an den Fasern hinter-

[1]) Jönsson, Bengt, Om Brännfläkar pa vaxtblad. Botaniska Notiser 1891. Vgl. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. **2**, 1892, 358.

[2]) David, Nebel und Erdausdünstungen und ihr Einfluß auf Ägyptische Baumwolle. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. **7**, 1897, 143.

lassen, welche nur sehr schwer oder gar nicht zu entfernen sind. In fortgeschrittenen Stadien, die nur selten zu beobachten sind, weil die Blätter schon vorher geerntet und verarbeitet werden, entsteht ein vertrocknetes Gewebe, das von der Sonne weiß gebrannt und vom Winde aus dem Blatt herausgerissen werden kann. Diese Blattfleckenkrankheit (Sonnenbrandflecken, *sun scorch*, Sonnenbrand) wurde zuerst 1904 von Vosseler beschrieben.[1]) Später hat sie Braun eingehend untersucht und experimentell dargestellt.[2]) Die Bedingungen des Entstehens dieser Flecken charakterisieren die Ursache als Zelltod durch Hitzewirkung. Wenn eine hohe Temperatur eine bestimmte Zeit auf das Blatt einwirkt, dann sind die Anfangsstadien nach kurzer Zeit zu beobachten. Dabei ist Dauer der notwendigen Einwirkungszeit so von der Intensität abhängig, daß mit steigender Temperatur kürzere Zeiten die Erscheinung herbeiführen.

Nicht ganz aufgeklärt ist die Rolle, die die Luftfeuchtigkeit als Ursache mitspielt. Nach Braun soll das Erscheinen der Blattflecken gefördert werden, wenn gleichzeitig mit der Erhitzung die Atmung[3]) oder Verdunstung an der Blattfläche gehemmt ist.[4]) Das Auftreten wurde in Ostafrika 1904 und 1913 im Oktober nach besonders heißen Tagen beobachtet, an denen auch vereinzelte Regenfälle vorkamen. Dagegen berichtete Vosseler[5]), daß sie im Laufe einer sehr stark ausgeprägten Trockenzeit eintrat und mit Beginn der Regenzeit wieder aufhörte. 1927 wurde aus Sierra Leone gemeldet, daß dort eine Krankheit schweren Schaden anrichtete, die, wie der „Sonnenbrand" in Ostafrika und an der Goldküste, von Sonnenhitze nach schwerem Regen herrühren soll.

Ein Pilz, *Colletotrichum agaves Cav.*, der oft, aber nicht regelmäßig, im Krankheitsbild erscheint, ist ein Wundparasit, der sich nur durch Verletzung übertragen läßt und in gesunde Blattflächen nicht eindringen kann.[6]) Zu unterscheiden ist diese Blattfleckenkrankheit von zwei anderen gleichen Namens, die auch an der Sisalagave zu beobachten sind.

Die erste äußert sich durch etwas erhabene hellgelbe, zerstreute, kleine Flecken an der Oberfläche des Blattes. Sie sind von unregelmäßiger Form, nicht scharf begrenzt und stehen zuweilen in unregelmäßigen Längsreihen in der Nähe des Blattrandes. Manchmal zeigen sich Ausscheidungen von Harztröpfchen. Die Ursache ist unbekannt. Die Krankheit ist praktisch bedeutungslos.[7]) Eine zweite Blattfleckenkrankheit, die mit den Sonnenbrandflecken nicht zu identifizieren ist, erzeugt an der Oberseite der Blätter länglich-ovale Flecken, die sich weiter ausdehnen, aber das Blatt nicht bis zur anderen Seite durchdringen. Die Krankheit tritt häufig auf und verursacht großen Schaden. Die Ursache ist unbekannt.

In der Kolonie Erythräa wurde 1930 eine dem Sonnenbrand ähnliche Krankheit beobachtet.[8]) Sie beginnt mit vertieften gelblichen Flecken auf der Oberseite des Blattes. Im vorgeschrittenen Stadium vertrocknen die angegriffenen Gewebeteile und nehmen eine rötliche Farbe an. Später besorgen Pilze und Bakterien eine weitere Zerstörung und Schwärzung des Gewebes, wobei dann die Krankheit auf die Unterseite des Blattes übergreift.

Als Hitzeschaden ist auch das Umknicken der Blätter an Sisalagaven beschrieben worden.[9])

---

[1]) Zit. nach Morstatt, Blattkrankheiten der Sisalagave. Tropenpflanzer **33**, 1930, Nr. 8.

[2]) Braun, Die Blattflecken an Sisalagaven. Ber. über Landw. in Deutsch-Ostafrika III, 1906—11, 143; Braun, K., Beiträge zur Kenntnis der Blattflecken an Sisalagaven. Pflanzer, Daressalam **10**, 1914, 188.

[3]) Braun, s.[2]). 1914, 196.

[4]) Morstatt, s.[1]). 1930, 308.

[5]) Zit. nach Morstatt, s.[1]). 1930.

[6]) Morstatt, s.[1]). 1930.

[7]) Morstatt, s.[1]). 1930.

[8]) Internat. Anz. f. Pflanzenschutz 1930, Nr. 8; zit. nach Morstatt, 1930.

[9]) Zit. nach Morstatt, s.[1]). 1930.

Die typischen Fälle dieser Krankheit beginnen mit einem Absterben der beiden Ränder an der schmalen Zone des Blattgrundes. Nach anderen Beschreibungen beginnt sie an der Blattunterseite mit gelben, schwarz werdenden Flecken oder blauschwarzen Streifen und bildet schließlich eine breite Binde von schwarzem, leicht geschrumpftem und eintrocknendem Gewebe, weshalb sie „*banding disease*" genannt wird. Das Absterben am Blattgrunde kann auch mit ähnlichen Erscheinungen beginnen, wie sie für den Sonnenbrand typisch sind, weshalb diese Krankheit hier erwähnt werden soll. Die wesentliche Ursache wird jedoch in ungünstigen Bodenverhältnissen zu suchen sein.

Im Rahmen der Hitzeschäden an Sisalagaven ist noch die Blattspitzenkrankheit zu nennen.[1])

Im Jahre 1930 wurde in Sisalpflanzungen in der Nähe der Usambaraberge in Ostafrika beobachtet, daß noch nicht schnittreife Blätter der Sisalagave in ihren oberen Teilen weiß geworden waren. Die Verfärbung trat nicht als Flecken auf, sondern erstreckte sich auf der Unterseite über die ganze Blattbreite und in mehr oder weniger Ausdehnung in der Richtung der Längsachse des Blattes. Hin und wieder erschien sie auch als kleine Flecken an der Oberseite. Stets in der oberen Hälfte des Blattes auftretend, vergrößerten sich die kranken Stellen nach oben und unten, wurden, nachdem sie im ersten Anfang hellgrün waren, allmählich braun bis schwärzlich, trocken und hart, und schließlich starb das ganze Blattende ab. Bei ganz schwachem Auftreten soll die Krankheit wieder zurückgegangen sein.

Die im Anfang der Krankheit erscheinende Farbe der Blätter rührte daher, daß sich die Oberhaut von dem unter ihr liegenden Gewebe gelöst und sich deshalb unter der Oberhaut eine neue Luftschicht gebildet hatte. Die Erscheinung wurde von Anfang an als Sonnenbrandschaden gedeutet, zumal schon von Braun[2]) über die Weißfärbung als Anfangsstadium der Blattfleckenkrankheit berichtet worden war. Die sonderbare Tatsache, daß nur die obere Hälfte der Blätter von der Krankheit befallen wurde, erklärte ein Beobachter in folgender Weise: Im Gelände lag morgens eine zwar dünne aber dichte Nebelschicht, über die die Spitzen der Sisalagaven hinausragten. Da über der Nebelschicht der Himmel absolut klar und die Sonne schon stechend war, wurden die Spitzen der Blätter von der scharfen Bestrahlung in Verbindung mit dem an den Pflanzen haftenden Tau verbrannt. Morstatt[3]) erklärte die Erscheinung als eine einmalige besondere Form von Sonnenbrand. Über eine andere Erklärung von Eichinger berichten wir im Rahmen der Erkältungskrankheiten (S. 379 ff.).

5. Hitzelaubfall

Die Beobachtung zeigt, daß vom Frühjahr an unsere sommergrünen Bäume Laub abwerfen. In Zeiten gesteigerter Hitze und Dürre wird der Laubfall verstärkt, so daß man den Eindruck eines pathologischen Bildes gewinnt. Dieser Hitzelaubfall ist als eine Erscheinung anzusprechen, die teils in den normalen Entwicklungsverlauf des Baumes gehört, teils auch durch extreme Außenbedingungen bis zur Schädigung der Pflanze gesteigert werden kann.

[1]) Ref. nach Morstatt, Weiteres über Blattkrankheiten der Sisalagave. Tropenpflanzer. 34, 1931, 1. Diese Krankheit wurde bisher nicht unter einem bestimmten Namen beschrieben. Wir befolgen mit der obigen Benennung einen persönlich mitgeteilten Vorschlag des Herrn Prof. Dr. Morstatt.

[2]) Braun, s. S. 581. 1911.

[3]) Morstatt, s. S. 581. 1931.

Die Ursachen des Hitzelaubfalles und vor allen Dingen die Rolle, die die Hitze an sich dabei spielt, können noch nicht als aufgeklärt gelten. Daß Hitze als Ursache beteiligt sein kann, geht aus Versuchen mit Brennlinsen hervor[1]), bei denen auch im feuchten Boden die stärker durch Brandflecke beschädigten Blätter der Laub- wie der Nadelhölzer abgeworfen wurden.

Wiesner[2]) unterscheidet: 1. Sommerlaubfall als Folge eines verminderten Lichtgenusses derjenigen Blätter, die vom Nachwuchs beschattet werden. 2. Hitzelaubfall, „offenbar in erster Linie infolge einer übermäßigen Transpiration, mit welcher die Zufuhr des Wassers vom Stamme her nicht mehr gleichen Schritt hält", und 3. Treiblaubfall, der dadurch zustande kommt, daß nach einer Hitze- und Trockenperiode und wieder einsetzendem kühlen und feuchten Wetter ein neuer Trieb gebildet wird, wobei die sich entwickelnden Seitenknospen noch sitzengebliebene Blätter abstoßen können.

Er fand[3]), daß bei dem „Hitzelaubfall" von den Baumkronen weniger die peripherischen Blätter als vielmehr die im Innern der Krone befindlichen abzufallen pflegen, und meint, daß die ersteren infolge der größeren Wärmeausstrahlung sich nicht so sehr erhitzen wie die in geschlossener Lage befindlichen Blätter. Sorauer[4]) möchte den Grund im verschiedenen Ernährungszustand der Organe suchen. Die der größten Lichtzufuhr ausgesetzten Organe produzieren mehr Substanz, und ihre Zellen sind reicher an plastischem Material; sie haben daher bei abnorm gesteigerter Verdunstungs- und Atmungstätigkeit mehr Reservestoffe und sind darum langlebiger gegenüber den im Innern einer Baumkrone befindlichen gleichaltrigen Blättern.

Über das gleichzeitige Auftreten tierischer Schädlinge siehe Webermilbe und Blattläuse. Ferner ist zu beachten: Laubfall an Obstbäumen als Folge von Fusikladiumbefall und Laubfall als Folge falscher Schädlingsbekämpfung, Spritzverbrennungen.

Beschädigungen an Gehölzen im Freien, bei denen die Wirkung der Hitze von der Wirkung der Trockenheit kaum zu unterscheiden ist, müssen besonders erwähnt werden, weil sie in manchen Fällen den Bildern von Rauchschäden oder des Einflusses saurer Gase ähneln.[5]) Bei einer Untersuchung von Sorauer waren die Pflanzen zum Teil im oberen Teil fast völlig entnadelt; nur die ganz jungen Triebe, deren Spitzen gekrümmt und fuchsrot erschienen, trugen noch Nadeln, die wie rote Quasten abwärts hingen. Die allerjüngsten Nadeln erschienen fahl und papierartig flach zusammengetrocknet; ihr äußerst spärlicher Zellinhalt bildete einen farblosen, mit Jod sich gelb färbenden Ballen frei im Zellinnern. In den älteren Nadeln, deren Zellwandungen gänzlich farblos geblieben waren, erschien der reichliche Zellinhalt in Form blaß-graurötlicher oder gelbbrauner, gleichartiger Massen den Wandungen anliegend.

6. Knospenbeschädigungen durch Sonnenbrand

In England ist ein Abwerfen der Pfirsichknospen bei der Treiberei beobachtet worden. Dort, wo ein genäßtes Tuch gegen die Sonnenwirkung über die Stöcke gespannt worden war, wurde kein Knospenabwurf wahrgenommen.[6])

Nach Sachs und de Vries werden in der Regel Blätter, Stengel und Wurzeln, welche in der Ausbildung begriffen sind, leichter als ausgewachsene Organe durch Hitze getötet.[7]) Dagegen sind Blatt- und Sproßanlagen in den ruhenden Knospen verhältnismäßig resistent.

---

[1]) Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

[2]) Wiesner, J., Über Laubfall infolge Sinkens des absoluten Lichtgenusses (Sommerlaubfall). Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **22**, 1904, 64; Über Hitzelaubfall, ebd. 501; Vgl. auch Molisch, H., Pflanzenphysiol. als Theorie der Gärtnerei. 4. Aufl. 1921, 195.

[3]) Wiesner, s.[2]). 1904, 501.

[4]) Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

[5]) Sorauer, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

[6]) Gardeners Chronicle **13**, 1893, 693.

[7]) Zit. nach Pfeffer, Pflanzenphysiol. **2**, 1904, 292.

In den Tropen sind manchmal noch besondere Schirmvorrichtungen wahrzunehmen, die die Knospen vor direkter Bestrahlung schützen. Nach Potter[1]) werden z. B. bei Artocarpus, Heptapleurum und anderen Pflanzen die Nebenblätter der älteren Blattorgane als Schutz der Knospen und der jugendlichen Blätter bis zu deren Erstarkung verwendet, oder das ganze ältere Blatt bildet zunächst ein Schutzdach für das jüngere.

7. Sonnenbrand an Blüten und Früchten

Zu Beschädigungen an Blüten bedarf es häufig gar nicht absolut hoher Wärmegrade, sondern es können bei ungünstigem Standort die gewöhnlichen Temperaturen schon schattenliebenden Pflanzen schädlich werden.[2])

Sonnenbrandschäden an Äpfeln, besonders am weißen Winterkalvill, beschreibt Laubert.[3]) Äpfel, die in wasserdichtes Papier eingebunden waren, um eine möglichst vollkommene Ausbildung zu erzielen, hatten an der schräg nach oben im Lichte zugewandten Seite einen runzeligen, intensiv braunen Fleck. Die Erscheinung tritt nach Hitze auf. Auch an Kirschen[4]) und Orangen[5]) sind Sonnenbrandschäden beobachtet worden. Über ein häufiges Verbrühen von Orangen und Zitronen in Unteritalien, bei dem die Früchte nach zwei bis drei Tagen abfielen, berichtet Savastano.[6])

Bei den Früchten macht sich ungewöhnlicher Wärmeüberschuß in zwei Richtungen geltend. Einerseits erzeugt er Notreife, d. h. das Eintreten der Reifevorgänge zu einer Zeit, in welcher die Frucht eigentlich noch Reservestoffe speichern sollte. Die Folge ist die, daß die nur ungenügend mit Reservematerial ausgestatteten Zellen des Fruchtfleisches sich vorzeitig ausleben, was Stippfleckigkeit und vorschnelle Lagerfäule zur Folge hat.[7]) Bei Getreide bewirkt ein vorzeitiges Abreifen der Halme eine empfindliche Schädigung des Kornes durch ungenügende Stärkebildung.[8])

Die andere Beschädigungsform besteht in einem direkten Abtöten der Gewebe durch Sonnenbrand an den exponiertesten Stellen der saftigen Früchte. Solche Brandflecke ähneln häufig den Hagelschlagstellen, weil das abgetötete Gewebe während des Schwellungsvorganges der Frucht sich nicht entsprechend dehnen kann und entzwei reißt. Bei der zunehmenden Tomatenkultur finden wir jetzt reichlich Beispiele, die nur dadurch verdeckt werden, daß sich an den Brandstellen der Früchte Pilzmyzele anzusiedeln pflegen. Die Fälle werden dann als parasitäre Erkrankungen beschrieben. Besonders auffällig sind die Wirkungen des Sonnenbrandes an Stachelbeeren. Voll der Mittagssonne ausgesetzte Früchte oder auch Teile derselben zeigen vor der Reife glasige Stellen oder eine glasige Seite. Durch den Sonnenbrand ist das Protoplasma in den Oberflächenschichten oder bis tief hinein, nicht selten auch durch die ganze Frucht hindurch, abgetötet. Die Frucht sieht deshalb wie erfroren oder verbrüht aus

[1]) Potter, M. C., Observation on the Protection of Buds in the Tropics. Journ. Linn. Soc. **28**, 1891, 343.

[2]) Sorauer und Gräbner, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

[3]) Laubert, R., Sonnenbrand. Schäden an Äpfeln. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. **22**, 1912, 454, 457, Taf. VII; ders., Ungewöhnliche Flecke an Äpfeln und Birnen. Deutsche Obstbauzeitg. **65**, 1919, 255ff. m. Abb., und Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. **30**, 1920, 101.

[4]) Lüstner, Deutsche Obstbauzeitung **57**, 1911, 431.

[5]) Lavaelano, L., Note di patologia arborea. Nr. 22 bis 31, Napoli 1908.

[6]) Savastano, L., Verbrühen der Agrumen. Boll. R. Staz. sperim. agric. e frutticolt. Acireale **40**, 1921, 4ff; vgl. Kirchner, Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten **32**, 1922, 220.

[7]) Sorauer und Gräbner, in früheren Auflagen dieses Handbuches.

[8]) Déhérain et Dupont, Über den Ursprung der Stärke des Weizenkorns; vgl. Biedermanns Zentralblatt 1902, 324.

und schmeckt fade. Verbrannte Äpfel beobachtete Janson.[1]) Wo die Äpfel in Papierbeuteln einer Talutmauer auflagen, zeigten sich Brennflecke.

Auch das „Glasigwerden der Äpfel", eine Erscheinung, bei der das Fruchtfleisch wie bei erfrorenen Äpfeln aussieht, steht nach amerikanischen Untersuchungen[2]) mit starker Besonnung, gesteigerter Temperatur und hoher Saftkonzentration im Zusammenhang. Überreife Früchte werden leichter glasig als solche, die gerade reif sind, so daß rechtzeitiges Ernten wichtig ist. Weitere Ursachen liegen im Wassergehalt des Bodens und in der Art der Düngung.[3])

8. Beschädigung der Trauben durch Sonnenbrand

Eine Beschädigung der Trauben wird nach Beobachtungen von Müller-Thurgau[4]) dann wahrgenommen, wenn nach längerer feuchtkalter Witterung plötzlich heiße, klare Sonnentage eintreten. Es zeigt sich dann an freihängenden Trauben, daß die den direkten Sonnenstrahlen ausgesetzten Beeren ihre grüne Farbe verlieren, bleich werden, dann sich bräunen und schließlich zu schrumpfen beginnen. Auch der Traubenstiel kann an solchen Stellen, an denen er direkt von der Sonne getroffen wird, leiden, und dann schrumpfen die dazu gehörigen Beeren ebenfalls ein, verlieren jedoch in diesem Falle nicht ihre grüne Farbe. Bei blauen Sorten werden die von der Sonne getroffenen, noch grünen Beeren dunkler als die der weißen Sorten und nehmen eine fast schwarze Färbung an.

Es ist deshalb darauf zu achten, daß Trauben, die beschattet waren, nicht durch Entfernen des Laubes plötzlich der Sonne ausgesetzt werden.

In einzelnen Jahren findet man ganze Trauben wie Rosinen verschrumpft, wodurch stellenweise ein bedeutender Schaden entsteht.[5]) Daß es hier wirklich Hitze ist, die die Beeren tötet, geht daraus hervor, daß Trauben, die in einem Blechkasten auf 50° C erwärmt wurden, genau dasselbe Aussehen annahmen wie die vom Sonnenbrande im Freien getroffenen Exemplare.

Nach Wortmann[6]) sind „Rostflecken", Korkbildungen der Beerenhaut, unter der die Beeren aber nicht leiden, auf Einwirkungen starker Besonnung zurückzuführen.

Ein indirekter Sonnenbrandschaden ist der Samenbruch (Hernie) der Weinbeeren.[7]) Darunter versteht man die Erscheinung an Weinbeeren, daß deren Samenkerne frei über die Oberfläche der Beere hervortreten. Lüstner führt den Samenbruch darauf zurück, daß die durch Sonnenbrand geschädigte Beerenhaut beim Wiedereinsetzen feuchter Witterung und bei neuer Wasserzufuhr dem

---

[1]) Janson, A., Bratäpfel. Gartenwelt 15, 1921, 452. Vgl. auch Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 22, 1912, 454, 33, 1923, 26.

[2]) Journ. of Agr. Res. 32, 1926, 223.

[3]) Vgl. Laubert, R., Neue Untersuchungen über das Glasigwerden der Äpfel. Der Obst- und Gemüsebau. 1928, 94.

[4]) Der Weinbau 1888, Nr. 35.

[5]) Jahresber. d. Sonderaussch. f. Pflanzensch. 1892. Arb. d. D. Landw.-G.; Muth, Vertrocknen der Weintrauben bei Belgrad. Ber. Versuchsstat. Belgrad. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 21, 1911, 49.

[6]) Wortmann, E., Über das Entstehen von Rostflecken auf Traubenbeeren. Mitteilung. über Weinbau und Kellerwirtschaft. 1899, 129.

[7]) Hoffmann, Samenbruch bei der Weinbeere. Bot. Zeitg. 1872, Nr. 8.

vermehrten Innendruck nicht mehr nachgeben kann und aufplatzt.[1]) Ähnlich entsteht auch der Samenbruch beim Befall der Trauben durch Mehltau.[2])

Die Versuche, kleine Epidermispartien durch Ritzen oder Anschneiden zu verletzen, brachten keine samenbrüchigen (herniösen) Beeren hervor; wohl aber zeigten sich hervorbrechende Samen an denjenigen Beeren, welche, kurz nachdem sie aus den Blüten hervorgegangen waren, durch die Sonne verbrannt wurden. Die Samen waren dann in oder unmittelbar neben der versengten Stelle hervorgebrochen, so daß kein Zweifel bestehen kann, daß in der Natur durch Sonnenbrand der Samenbruch hervorgerufen wird.

9. Partieller Hitzetod als Infektionsbedingung der Pflanze

Eine geringe Hitzeschädigung der Pflanze, bei der an irgendeiner Stelle eine wenig umfangreiche Zellpartie abgetötet wird, braucht im allgemeinen dem Weiterleben der Pflanze nicht nachteilig zu sein. Es kann aber vorkommen, daß eine gegen einen Parasiten hochgradig resistente Pflanze durch partielle Hitzeschädigung für den Pilz empfänglich wird.

Salmon[3]) zeigte, daß verschiedene immune Wirtspflanzen für die Pilzformen von *Erysiphe graminis* empfänglich wurden und normale Infektionen zustande kamen, wenn die Blätter vor der Aussaat der Konidien mit rotglühendem Messer berührt wurden. In diesem Falle handelt es sich um eine Verwundung, die für die Pflanze eine Infektionsbedingung bedeutet. In anderen Fällen ähnlicher Art ist jedoch die Hitzewirkung eine spezifische, d. h. die Empfänglichkeit kann nur durch einen partiellen Hitzetod aber nicht durch eine Verwundung anderer Art herbeigeführt werden. Solches zeigen die Versuche von Ward[4]) mit dem Pilz *Botryodiplodia theobromae*, der bei den als „sun scorch" oder „lightning-strike" bezeichneten Erkrankungen des Kautschukbaumes eine Rolle spielt. Gewöhnlich dringt er in die Seitenwurzeln des Baumes ein, die der Sonne ausgesetzt sind. Künstliche Infektionen ließen sich als gewöhnliche Wundinfektionen mit Schnittwunden nicht erzielen. Sie kamen aber sofort zustande, wenn an den Wurzeln mit glühenden Eisenstücken Verbrennungswunden geschaffen wurden.

10. Schädigung der Pflanzen durch Bodenhitze

Nicht immer ist der Keimverlust oder Absterben keimender Pflanzen auf eine schlechte Qualität oder auf schlechte Behandlung des Saatgutes zurückzuführen. Daß man durch Erhöhung der Temperatur über das für eine bestimmte Art gegebene Optimum hinaus bei keimenden Samen üble Erfahrungen machen kann, zeigen beispielsweise Versuche von Just[5]), aus denen sich ergab, daß, ähnlich wie bei Samen von hohem Alter, auch durch zu hohe Temperatur eine Verlängerung der Keimzeit und langsamere Entwicklung der Keimlinge hervorgerufen wird.[6])

---

[1]) Lüstner, in Handbuch des Weinbaues. Berlin 1924, 458.

[2]) Vgl. dieses Handbuch **2**, 1, 529.

[3]) Salmon, E. S., Cultural experiments with „Biologic Forms" of the Erysiphacee. Philos. Transact. R. Soc. London **197**, 1904, 107; Siehe auch Zimmermann, A., Sammelreferate über die Beziehungen zwischen Parasit und Wirtspflanze. Zentralbl. f. Bakt., Parasitenk. und Infektionskr. Zweite Abt. **63**, 1924, 25, 116.

[4]) Ward, F. S., Inoculation experiments in relation to sun-scorch on exposed lateral roots of Hevea brasiliensis. Malaya Agric. Journ. **14**, 1926, 286; Siehe auch Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankh. Botryodiplodia theobromae.

[5]) Just, in Cohns Beiträgen zur Biologie der Pflanzen **2**, 311.

[6]) Siehe auch: Sachs, Experimentalphysiologie 64.

Nicht zu verwechseln ist die Schädigung der Keimkraft durch Bodenhitze mit der, die durch Selbsterhitzung des Saatgutes hervorgerufen wird. Ohne auf die Streitfrage einzugehen, ob die Selbsterhitzung von unreif oder feucht auf Lager gebrachten Samen durch Oxydwirkung oder durch Mikroorganismen, wie bei dem Heu[1]), oder durch beide Vorgänge zugleich erfolgt, betrachten wir hier nur den Gebrauchswert des erhitzten Saatgutes. Wir erwähnen als Beispiel eine Beobachtung von Bolley[2]), der sowohl bei dem im Schober (stack burned) als auch im Samenhaufen (bin burned) überhitzten Weizen fand, daß der Embryo gebräunt oder gänzlich abgestorben war. Entwickeln sich die Körner überhaupt, so pflegen die Blattspitzen abzusterben und die Wurzeln ohne Haarbekleidung zu sein. Die geschädigten Körner haben ihre helle Farbe verloren und erscheinen bleich oder schon gebräunt. Die Samenschale ist blaß und runzelig. Der Geschmack der Körner ist in der Regel süßlich; die Keimkraft, selbst bei den gut aussehenden, geschwächt.

Die Schädigung der Keimkraft findet um so schneller statt, je weniger ausgereift die Samen eingebracht werden, oder je weniger Luftzug in den Aufbewahrungsorten herrscht, der den Wasserdampf entfernen könnte. Nach den Versuchen von Jodin[3]) erweist sich die Anwendung eines austrocknenden Mittels (gebrannter Kalk) als vorteilhaft.

Nach Münch[4]) erwärmt sich namentlich trockener, dunkler Boden sehr stark; er beobachtete im Juni bei 28,5° Lufttemperatur auf dem Boden 62°. Temperaturen von 50 bis 55° sind bei klarem Sommerwetter fast täglich zu konstatieren. Den Gärtnern ist allgemein bekannt, daß die Mehrzahl der Gewächse bei einem längeren Aufenthalt in Temperaturen über 50° C abstirbt; Kiefernkeimlinge ertragen beispielsweise nicht über 54° C.

Abgesehen von der Schädigung des ganzen keimenden Samens, sind an aufgegangenen Keimlingen und krautigen Gewächsen in der Nähe des Bodens Hitzeschäden beobachtet worden. Bei den ersteren trocknet die primäre Rinde und dann auch der Holzkörper dicht über der Bodenoberfläche ein und der Keimling fällt um. (Vgl. auch: Beschädigung der Stengelbasis durch Kammeis. S. 523).[5])

11. Schädigung der Samen bei der Heißwasserbeize

Die Bekämpfung des Gersten- und Weizenflugbrandes ist schwierig, weil Ruhestadien des Pilzes im Embryo und im anliegenden Schildchen des Saatkornes überwintern. Mit den üblichen chemischen Beizmitteln ist deshalb nichts zu machen. Jensen[6]) hat eine Methode der Bekämpfung gefunden, die den Namen Heißwasserbeize führt. Damit war die Grundlage einer Flugbrandbekämpfung gelegt, bevor die Biologie des Pilzes bekannt war. Dieser Umstand muß vermerkt werden, weil die Methode sinnfällig der Biologie des Pilzes angepaßt ist.

---

[1]) Miehe, H., Über die Selbsterhitzung des Heues. Arb. d. Deutsch. Landwirtschaftsges. 111, 1905, 76.

[2]) Bolley, H. L., Conditions affecting the value of wheat for seed. Gov. Agric. Exp. Stat. North. Dakota Bull. Nr. 9, 1893; vgl. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 4, 1894, 22.

[3]) Jodin, V., Sur la resistance des graines aux temperatures élévés. Compt. rend. 1899, 2, 893; vgl. Bot. Jahresber. 2, 1900, 420.

[4]) Münch, Naturw. Zeitschr. f. Forst- und Landw. 1913, 1914 und 1915. Vgl. auch: Diels, L., Über Wurzelkork bei Pflanzen stark erwärmter Böden. Flora, N. F. 11, 1918, 490.

[5]) Siehe Münch, s. [4]). 1913, 1914 u. 1915 und Diels, s. [4]). 1918.

[6]) Zit. nach Gassner, G., Neue Wege zur Bekämpfung des Weizenflugbrandes durch Beizung. Phytopath. Zeitschr. 5, H. 5, 1933, 407.

Man läßt die Samenkörner in Wasser von 25—30° C vier Stunden vorquellen und bringt sie dann für zehn Minuten in Wasser von 50—52° C.[1]) Zur Klärung des Sinnes und der Wirkungsweise der Methode wurde sie später in einer Reihe von Untersuchungen geprüft.[2]) Appel[3]) fand die erste Deutung der Methode, deren Inhalt auch in den neuesten Anschauungen als das Grundsätzliche wiederzufinden ist. Der Pilz ist in seinem Ruhestadium ebenso unempfindlich gegen Hitze wie das trockene, ruhende Korn. Durch das Vorquellen wird er schneller als letzteres in ein empfindliches Wachstumsstadium gebracht, und darum durch die nachfolgende Hitzebehandlung allein abgetötet. Nach Appels Feststellung kann mit gleichem Erfolg das Heißwasserbad des zweiten Teiles der Methode durch trockene Hitze ersetzt werden.

Die Wirkung ist sowohl von der Temperatur als auch von der Dauer der Behandlung abhängig. Bei relativ hohen Temperaturen und langer Dauer kann auch das Saatkorn geschädigt werden. „Da man zur Erzielung einer sicheren Wirkung bis dicht an die Schädigungsgrenze herangehen oder diese sogar überschreiten muß"[4]), ist eine Schädigung der Keimfähigkeit des Saatkornes keine Seltenheit. Wird das Saatgut nach der Behandlung getrocknet, dann kann die Schädigung durch längeres Lagern wieder zum Teil behoben werden.[5]) Alle diese Erscheinungen deuten auf eine bestimmte Vorstellung der Wirkungsweise der Heißwasserbeize. Der Unterschied in der Hitzeresistenz, d. h. der Unterschied in der Absterbegeschwindigkeit zweier Organismen wird durch die Wahl einer geeigneten Dauer und einer entsprechenden Temperatur ausgenützt, um den schädlichen zu töten.

Störmer, Oetken, Appel, Riehm und Gaßner[6]) führten den Nachweis, daß eine längere Zeit dauernde „Warmwasserbeize" bei weniger hohen Temperaturen ebenso zum Ziel führen kann. Auf dieser Basis kam Hollrung[7]) zu einer anderen Auffassung der Beizwirkung. Er sieht „die Wirkung der Lauwasserbehandlung in der durch sie veranlaßten intrazellularen Atmung und enzymatischen Tätigkeit" der Saatkörner.[8]) „Je höher die Wärme innerhalb der überhaupt zulässigen Grenze, um so lebhafter die intrazellulare Atmungstätigkeit. Eine solche ist mit dem Verbrauch von Reservestoffen und wie u. a. Kostytschew[9]) gezeigt hat mit der Entstehung von Aldehyden, Alkoholen usw. verbunden. Je höher die Wärme des Laubades, um so bedeutender die Erzeugung von derartigen Plasmagiften". „Genauer betrachtet ist die Lauwasserbehandlung

---

[1]) Flugblatt Nr. 48, 4. Aufl. 1929, der Biol. Reichsanstalt f. Land- und Forstwirtschaft.

[2]) Ältere Literatur siehe: Appel, O. u. Riehm, E., Die Bekämpfung des Flugbrandes von Weizen und Gerste. Arb. aus der Kaiserl. Biol. Anstalt 8, 3, 1911, 343. — Neuere Literatur siehe: Gassner, s. S. 587. 1933.

[3]) Appel, O., Theorie und Praxis der Bekämpfung von *Ustilago tritici* und *Ustilago nuda*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **27**, 1909, 606.

[4]) Gassner, s. S. 587. 1933, 409.

[5]) Appel, O. u. Riehm, E., s.[2]). 1911, 426.

[6]) Zit. nach Gassner, s. S. 587. 1933, 412.

[7]) Hollrung, M., Das Lauwasserbad als Entbrandungsmittel. Fühlings Landwirtschaftl. Zeitg. 1921, 96.

[8]) Hollrung, s.[7]). 1921, 108.

[9]) Bot. Zentralbl. **126**, 125, zit. nach Hollrung, s.[7]). 1921, 108.

nichts anderes als eine innere Beize mit chemischen Stoffen".[1]) Diese Annahme scheint dadurch berechtigt zu sein, „daß die Behandlung des Samens in feuchtwarmer Luft ohne den erhofften Beizerfolg bleibt"[2]) und daß der Erfolg ausbleibt, wenn man, wie Gaßner zeigte[3]), das Warmwasserbeizbad mit Sauerstoff anreichert, so daß dieser für eine normale Keimungsatmung der Samen in genügender Menge vorhanden ist und die intrazellulare Atmungstätigkeit auf den normalen Umfang beschränkt bleibt.

Den Weg, der mit diesen Erkenntnissen vorgezeichnet ist, ging Gaßner[4]) weiter, indem er in die Methode der Flugbrandbekämpfung neuerdings eine sinnreiche Maßnahme einführte. Er gebrauchte als Beizflüssigkeit statt Wasser eine 2—5%ige Alkohollösung und erzielte damit in relativ kurzer Zeit und bei verhältnismäßig niedriger Temperatur einen vollen Beizerfolg. Auch Lösungen anderer organischer Kohlenstoffverbindungen, wie Isopropylalkohol, Azeton, Zyklohexanon, Dioxan, Methylalkohol, Glykol, Glykolmonäthyläther und Glykolmonobutyläther, erhöhten die Beizwirkung der Warmwasserbäder. Trotz dieser Erfahrung übernimmt Gaßner[5]) noch nicht eindeutig Hollrungs[6]) Auffassung von der Wirkungsweise der Warmwasserbeize. Er sieht den Erfolg in einem Zusammenwirken von Temperatur, Einwirkungszeit und Art der Beizflüssigkeit. Damit braucht der von uns eingangs betonte Standpunkt, der Beizerfolg sei eine Temperaturwirkung, ein Hitzetod des schädigenden Pilzes, nicht verlassen zu werden, denn es ist bekannt, daß lipoidlösende Substanzen die Hitzeempfindlichkeit der Zellen bedeutend erhöhen. (Vgl. S. 574 dieses Handbuches; ferner die nachfolgende Besprechung über Schäden beim Frühtreiben.)

Nach Appel und Riehm[7]) wird Saatgut, welches durch feuchte Lagerung oder andere Ursachen schon gelitten hat und deshalb schon weniger keimfähig ist, bei der Vorquellung und der Heißwasserbeize stark geschädigt. Die Art der Schäden, die durch übermäßige Behandlung auftreten, ist in der einschlägigen Literatur wenig besprochen worden. Es wurde stets nur der Verlust der Keimfähigkeit erwähnt. Da kaum anzunehmen ist, daß nur dieser stärkste Schaden auftreten kann, vergleiche man die Schädigung des Saatgutes durch Bodenhitze auf S. 586 dieses Handbuches.

12. Schädigungen beim Frühtreiben von Pflanzen im Warmbad[8])

Die Methode, durch Baden in warmem Wasser Pflanzen zum Frühtreiben zu veranlassen, ist, wie es aus den Abhandlungen von Paulig (1905), Hoffmann (1906), Ledien (1907), Löbner (1907, 1908) und Kleine (1908) hervorgeht, in der gärtnerischen Praxis schon längere Zeit bekannt gewesen, ehe sich die

[1]) Hollrung, s. S. 588. 1921, 109.
[2]) Hollrung, s. S. 588. 1921, 109.
[3]) Gassner, s. S. 587. 1933, 415.
[4]) Gassner, s. S. 587. 1933.
[5]) Gassner, s. S. 587. 1933.
[6]) Hollrung, s. S. 588. 1921.
[7]) Appel u. Riehm, s. S. 588. 1911, 368.
[8]) Eine ausgezeichnete Literaturzusammenstellung über dieses Gebiet ist in der Arbeit Vegis, A., Über das Frühtreiben der Winterknospen von *Hydrocharis morsus ranae L.* durch hochtemperierte Wasserbäder. — Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik 75, 1932, 726—770 — zu finden. Wir referieren hauptsächlich nach dieser Arbeit, so daß sich die einzelnen Literaturnachweise erübrigen.

Wissenschaft mit ihr beschäftigte. Molisch machte sie zuerst zum Objekt wissenschaftlicher Untersuchungen (1908, 1909). Er fand, daß das Warmwasserbad nicht durch ein enstprechend temperiertes Luftbad zu ersetzen ist und daß darum die erhöhte Temperatur nicht allein die Ursache des Frühtreibens sein kann. Die Wasseraufnahme und der Sauerstoffmangel, den die Pflanze im Warmbad durch erhöhte Atmung und verhinderte Sauerstoffzufuhr erleidet, sollen nach Molisch keine nennenswerte Rolle spielen. Er sucht die Ursache in dem „langen Kontakt mit lauwarmem Wasser", der auf die Pflanzen einen Reiz ausüben soll.

Müller-Thurgau und Schneider-Orelli sehen die Ursache des Frühtreibens als eine Temperaturwirkung, eine Schwächung des Protoplasten, die vornehmlich „jene inneren Faktoren betrifft, die den Stillstand des Wachstums verursachen". Inaktivierung von Hemmungsstoffen. Dem gegenüber nimmt Iraklionow an, daß durch die Wirkung der Temperatur und des Wassers Fermente angehäuft und aktiviert werden, die den Ablauf der Vitalreaktionen und damit den Beginn des Wachstums beschleunigen.

Weber sucht die Ursache in der anaëroben Atmung während des Warmbades, also in einem anormalen Stoffwechsel, dessen Produkte stimulierend auf das Wachstum wirken sollen. Als er später seine „Quetschmethode" fand, gab er mit einer Anlehnung an die Haberlandtsche Theorie noch eine andere Erklärung. Ebenso wie bei mechanischen Verletzungen durch Wundhormone das Wachstum des Pflanzengewebes gefördert wird, sollen durch Schädigungen mit chemischen oder thermischen Ursachen Nekrohormone, die ähnliche Wirkungen hervorrufen können, gebildet werden. In der Tatsache, daß die optimale Wirkung und die schwere Schädigung hart beieinander liegen, hat diese Deutung eine Stütze.

Boresch hat das von Molisch angeschnittene Problem der Atmungshemmung und der anaëroben Atmung der Pflanzen im Warmbad eingehend untersucht. Er fand, daß durch einen erhöhten Sauerstoffgehalt des Warmwasserbades die frühtreibende Wirkung desselben nahezu aufgehoben wird, und daß in einem Warmluftbad mit hoher Luftfeuchtigkeit das Frühtreiben erzielt werden kann, wenn der Sauerstoffgehalt in ihm gering ist. Nach den Untersuchungen Boreschs wird im Warmwasserbad die Atmung der Pflanze durch die Wärme erhöht und wegen des Sauerstoffmangels aus der aëroben in eine anaërobe gewechselt. Dabei kommt eine Bildung von Azetaldehyd und Alkohol zustande. Eine ursächliche Beziehung zwischen diesen Erscheinungen und dem Frühtreiben hält er für möglich.

Alle bisher angeführten Forscher haben in ihren Untersuchungen die Beziehung der Temperatur zur Dauer des Bades nicht genügend berücksichtigt. Mit dieser Fragestellung ging Vegis an das Problem. Er konnte feststellen, daß die Frühtreibewirkung nicht an eine bestimmte Temperatur des Bades gebunden ist und daß die notwendige Dauer des Bades mit steigender Temperatur in einem Verhältnis kürzer wird, was eine Vorstellung, die Ursache sei in irgendwelchen chemischen Reaktionen zu suchen, ausschließt. Der Temperaturkoeffizient (Q_{10}-Wert) der Frühtreibewirkung ist ungefähr 58, wogegen derjenige der an der Atmung beteiligten Reaktionen im Bereich der van't Hoffschen Regel liegt.[1]) Damit

[1]) S. nähere Ausführungen S. 573 dieses Handbuches.

ist der Beweis erbracht, daß an den Ursachen des Frühtreibens ein Vorgang beteiligt ist, der dem Vorgang der Hitzeschädigung mindestens ähnlich zu sein scheint.

Es ist weder an den Feststellungen von Boresch noch an denjenigen von Vegis zu zweifeln. Damit wird der Eindruck erweckt, als ob sich zwei Beobachtungen gegenüber ständen, für die niemals eine Übereinstimmung zu finden sei. Man könnte vielleicht eine Erklärung in dem Umstand suchen, daß die Forscher mit verschiedenen Objekten gearbeitet haben. Es könnte das Frühtreiben beim einen Objekt etwas anderes sein als beim anderen. Schließlich könnte man noch annehmen, ein und dieselbe Wirkung, das Frühtreiben, sei durch verschiedene Ursachen hervorzurufen. Das ist alles nicht nötig; es besteht tatsächlich eine Möglichkeit der Vereinigung beider Feststellungen.

Zur Klarstellung der Übereinstimmung müssen wir die scheinbaren Gegensätze noch einmal herausheben. Vegis fand bei relativ hohen Temperaturen die Frühtreibewirkung nach einer solch kurzen Dauer des Temperatureinflusses, daß dabei eine Ansammlung von Produkten eines anaëroben Stoffwechsels ausgeschlossen war. Boresch dagegen fand bei niedrigeren Temperaturen eine Ansammlung solcher Produkte und nur dann eine Wirkung, wenn sich diese ansammeln konnten. Ferner konnte er — und das ist der Schlußstein seiner Beweisführung — eine Wirkung erzielen, wenn er die Produkte, die er in den Objekten analytisch fand, künstlich von außen auf die Pflanzenteile einwirken ließ.

Da es sich bei diesen Produkten zum Teil um leicht permeierende Substanzen handelt (Alkohol), welche die Hitzeempfindlichkeit der Pflanzenzelle erhöhen[1]), sind Boreschs Befunde leicht im Sinne der Auffassung von Vegis zu erklären. Selbst die Tatsache, daß etwa ein Stoff wie Alkohol auch ohne wesentliche Temperaturerhöhung im gleichen Sinne wirksam ist, steht hierzu in keinem inneren Widerspruch. Denn nach den neueren Anschauungen über den Hitzetod der Pflanzenzelle[2]) hat der Angriff der „supramaximalen" Temperatur auf die Eukoloidität des Protoplasten in ihrer Wirkung einen ähnlichen Sinn wie die Wirkungen lipoidlösender Substanzen. Ebenso wie man sagen kann, der Alkohol erhöht die Hitzeempfindlichkeit der Pflanzenzelle, kann man auch umgekehrt behaupten, mit der höheren Temperatur ist die Zelle empfindlicher gegen Alkohol. Auch im Falle des Frühtreibens ist es eben eine Addition der Wirkungen, wobei im Gebiet der hohen Temperaturgrade die Hitze und bei niedriger Wärme etwa der Alkohol vorherrschender Faktor sein kann.

Wir haben gesehen, daß zwischen Ursache und Wirkung des Warmbades als Frühtreibemittel ein bis zum Anfang der Schädigung gerichteter Angriff auf das Leben der Pflanze liegt. Dabei ist leicht möglich, daß die Grenze überschritten wird und daß statt des nützlichen Frühtreibens eine Schädigung zustande kommt. Solche Schäden vermerken einige Autoren[3]) ohne eingehende Beschreibungen. Weber berichtete: „34gradiges Bad wirkte ausgezeichnet, bei 36° bis 38° waren die meisten Zweige abgestorben, nur an einzelnen trieben noch Knospen vorzeitig aus, gewaltsam die Deckschuppen durchbrechend, die bei der zu hohen Badetemperatur getötet worden waren".[4])

[1]) Siehe S. 574 dieses Handbuches. [2]) Siehe S. 574 dieses Handbuches.
[3]) Literatur siehe: Vegis, s. S. 589. 1932, 730 u. 731.
[4]) Weber, zit. nach Vegis, s. S. 589. 1933, 731.

13. Sonnenrisse und Sonnenbrand

Risse, die in der Rinde auf der Sonnenseite der Bäume oft schon im Nachwinter entstehen, werden „Sonnenrisse" genannt. Daß es sich um Frostrisse handelt, die sich, nachdem sie geschlossen waren, wieder öffnen, wurde schon auf der S. 514 ausgeführt. Dort wurde auch die Erscheinung besprochen, die unter der Bezeichnung „Trockenriß" bekannt ist. Auch der „Sonnenbrand" und der „Wintersonnenbrand" werden meist Kälteschäden als Ursache haben.[1]) Es gibt natürlich auch Fälle, die wirkliche Hitzeschäden sind. Faber[2]) beschrieb den „Sonnenbrand" der Kakaobäume, unter dem besonders die Zweigspitzen leiden, deren Holz sich bräunt und abstirbt. Von dickeren Ästen platzt schließlich die Rinde vom Holze ab. Auf Java ist dieser Sonnenbrand verhältnismäßig häufig, in Kamerun hingegen, wo der Himmel selbst während der weniger stark ausgeprägten Trockenzeit noch immer stark bewölkt ist, verhältnismäßig selten. Durch Anbau von Schattenbäumen und Windbrechen kann man Abhilfe schaffen.

---

[1]) Siehe S. 562.

[2]) Faber, F. C. v., Die Krankheiten und Parasiten des Kakaobaumes. Arb. d. Biol. Reichsanst. 7, 1910, 193.